VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ЛЕНИНГРАД

1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 84

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

СБОРНИК ПОД РЕДАКЦИЕЙ А. В. ИВАНОВА

ЛЕНИНГРАД

1979

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 84

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), *Я. И. Старобогатов* (зам. редактора), *И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, Л. А. Кутикова, В. А. Тряпицин, К. А. Юдин*

АННОТАЦИЯ

Сборник содержит статьи по проблемам сравнительной анатомии, сравнительной эмбриологии и эволюционной гистологии и освещает круг вопросов, важных для понимания природы и филогении низших беспозвоночных.

Представляет интерес для научных работников, аспирантов и студентов, специализирующихся в области зоологии, гистологии и эмбриологии.

Э $\frac{2005000000—006}{055(02)3—79}$ без объявления © Зоологический институт АН СССР, 1979

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ *CONVOLUTA CONVOLUTA* (TURBELLARIA, ACOELA)

И. М. Дробышева

В 1974 г. в сборнике «Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей» была опубликована работа о сезонных различиях и возрастной морфодинамике у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Дробышева, Мамкаев, 1974), напечатанная по материалам, собранным в весенне-летний период в губе Чупа Белого моря. Представляемая статья дополняет эти сведения на основании изучения осенне-зимних проб из того же района.

В качестве фиксаторов применялись жидкость Буэна и спирт-формол-уксусная кислота в отношении 6 3 1. Фиксированный материал заливался в парафин. Парафиновые срезы толщиной 4—5 мкм окрашивались гематоксилинами Майера и Гейденгайна и галлоцианином по Эйнарсону. Микрофотографии выполнены с помощью микрофотографического устройства mf matic (Carl Zeiss Jena).

Медиальный половой зачаток конволют в конце октября — первой декаде ноября в целом не отличается от такового конволют, пойманных в августе. Он характеризуется относительно большой протяженностью, составляющие его клетки плотно прилегают друг к другу. В этой клеточной массе встречаются митотические фигуры. Обращает на себя внимание обилие крупных клеток II типа и клеток III типа (см. Дробышева, Мамкаев, 1974), с преобладанием у отдельных особей тех или других (рис. 1, вклейка). Вместе с тем половой зачаток содержит гаметоциты разных размеров в самом начале генеративной фазы; пахитенные гаметоциты встречаются довольно редко и не у всех животных.

В периферической паренхиме латерально и вентрально от медиального полового зачатка, а также в области между медиальным половым зачатком и ртом наблюдаются гаметоциты на стадии пахинемы; некоторые из них имеют каплевидную форму, присущую необластам, но гаметоциты значительно крупнее. Каплевидную форму естественно рассматривать как свидетельство миграции клеток из медиального полового зачатка. Пахитенные гаметоциты лежат без всякого порядка по одному, по два или по три. Единичные гаметоциты в вентральной периферической паренхиме между медиальным половым зачатком и ртом находятся в фазе ранней диплонемы. Позади рта гаметоциты не обнаружены.

В октябре — ноябре у беломорских конволют выявляется новая область развития половых клеток, возникающих за счет необластов вентральной периферической паренхимы. В каудальном направлении она распространяется до уровня каудальной железистой подушки (Pedersen, 1964), и заходит в латеральные, подвернутые на брюшную сторону,

края тела. По состоянию этой области животные могут быть поделены на 3 группы.

У конволют 1-й группы отдельные необласты и их редкие и малоклеточные скопления встречаются в вентральной периферической паренхиме с той же частотой, что и в дорсальной. По этому признаку животные октября и ноября ничем не отличаются от пойманных в конце июля или на протяжении августа. Однако они превосходят последних размерами тела: осенние конволюты приблизительно в 1,5—2 раза длиннее и несколько толще летних.

У конволют 2-й группы в вентральной периферической паренхиме необласты образуют разрозненные скопления из 5—10 клеток. Иногда необласты этих скоплений отличаются чуть большими размерами по сравнению с необластами дорсальной периферической паренхимы.

Для конволют 3-й группы характерно увеличение скоплений необластов в вентральной периферической паренхиме, вследствие чего происходит их сближение и образование из необластов рыхлых пластов. При этом отдельные клетки, сохраняя каплевидную форму, переходят, судя по состоянию их ядер, в генеративную фазу мейоза, т. е. становятся гаметоцитами, что выражается в постепенной спирализации хромосом, располагающихся «букетом» на стадии пахинемы. Гаметоциты в самом начале генеративной фазы изредка могут наблюдаться и у конволют 2-й группы.

Одновременно с увеличением числа необластов и перестройкой их хроматинового аппарата происходит рост гаметоцитов и перераспределение цитоплазмы вокруг их ядер: половые клетки приобретают округлую форму и теперь уже четко отличаются от каплевидных необластов.

Рассмотренные три группы животных, без сомнения, отражают соответственно последовательные этапы развития половой железы в области между глоткой и задним концом тела. Таким образом, становится очевидным, что по крайней мере в этой зоне отсутствуют какие бы то ни было изначально специализированные половые клетки, имеющие непосредственное отношение к линии половых клеток, и вся масса гаметоцитов гонады послеротовой области берет начало от тотипотентных, недифференцированных необластов вентральной периферической паренхимы. Сохраняя пролиферативные свойства и определяя тем самым количество будущих половых клеток в указанной зоне, они отвечают в функциональном смысле гоноцитам или первичным половым клеткам высших многоклеточных.

В центральной паренхиме осенних конволют наблюдаются крупные вакуоли со скелетами переваренных членистоногих, а также мелкие вакуольки с полупереваренными зооксантеллами. Центральная паренхима осенних животных отличается значительной бедностью пищевыми включениями по сравнению с конволютами августа, когда вся срединная часть тела буквально забита крупными и мелкими рачками и диатомовыми водорослями, так что от центральной паренхимы по существу почти ничего не остается, а вентральная периферическая паренхима становится заметно тоньше.

Медиальный половой зачаток конволют, пойманных в январе и феврале, отличается обилием гаметоцитов в самом начале генеративной фазы и на стадии пахинемы. Клетки II и III типа — немногочисленны, при этом клеток III типа, как правило, больше, а клетки II типа по размерам заметно уступают таковым осенних форм. В половом зачатке отдельных особей вообще не удается обнаружить клетки II типа, в то же время клетки III типа представлены в большом числе. Довольно часто встречаются митотические фигуры; наблюдаются картины, которые можно трактовать как телофазы в клетках III типа.

В переднем отделе тела, между медиальным половым зачатком и ртом, возрастает количество гаметоцитов в фазе диплонемы (рис. 2, вклейка). Размеры ядра и ядрышка, а также наличие сферических тел в ядре свидетельствуют о том, что это — ооциты на стадии раннего цитоплазматического роста. Так, у одной из зимних конволют на каждый срез отмеченной области тела приходилось по 5—10 таких ооцитов.

Развитие половой железы в послеротовом отделе у разных животных происходит несинхронно. У части животных она здесь остается в том же состоянии, что и у осенних конволют: встречаются все 3 описанных выше стадии, причем преобладают 2-я и 3-я (рис. 3, вклейка). Одновременно попадаются животные, у которых процесс развития гонады в постоthat области идет дальше: необласты и гаметоциты в генеративной фазе образуют сплошные продольные тяжи вдоль вентральной поверхности тела, разделенные между собой прослойками из паренхимы или дорсо-вентральными мышечными волокнами. В поперечном направлении эти тяжи соединяются тонкими мостиками из необластов. Одна конволюта из февральской пробы заметно обогнала в развитии всех остальных: у нее имелись зачатки будущих медиальных половых органов (бурсы и мужского совокупительного аппарата) и в послеротовой области, среди массы необластов и гаметоцитов в генеративной фазе, был встречен один ооцит в начале цитоплазматического роста.

В центральной паренхиме январских и февральских конволют наблюдаются мелкие вакуоли с полупереваренными зооксантеллами; неоднократно попадались особи, центральная паренхима которых не содержала никаких пищевых включений, даже зооксантелл. По всей вероятности, зимние животные не охотятся, существуя за счет симбионтов (зооксантелл), а также жировых запасов, которыми паренхима конволют необычайно богата. Однако этих собственных питательных веществ оказывается недостаточно, и животные уменьшаются приблизительно в 1,5—2 раза по сравнению с осенними формами.

Сравнивая начальные этапы закладки гонад в осенне-зимний период с последующим формированием семенника и яичника в апреле — мае (Дробышева, Мамкаев, 1974), можно заключить, что семенник формируется сразу на значительном протяжении по длине тела, как перед ртом, так и позади него. Яичник формируется в преоральной области, вентральнее семенника. Развиваясь, он распространяется назад, вытесняя семенник в дорсальном направлении.

Семенник имеет диффузную зачатковую зону, растянутую по всей его длине, от мозга до каудальной железистой подушки. В послеротовой области мужские половые клетки образуются из необластов вентральной периферической паренхимы. Что касается участка зачатковой зоны между мозгом и ртом, то здесь по крайней мере часть сперматоцитов также, несомненно, возникает из необластов периферической паренхимы, которые располагаются дорсальнее ооцитов. При этом отношение медиального полового зачатка к зачатковой зоне семенника остается невыясненным.

Яичник, по всей вероятности, имеет единую зачатковую зону, локализованную в области мозга: первые единичные ооциты у осенних и зимних животных наблюдаются близ мозга под медиальным половым зачатком. На протяжении зимы и весны их количество в области между мозгом и ртом заметно возрастает, в апреле — мае они образуют здесь подобие массивной подковы, прилегающей к вентральной поверхности тела (рис. 4, вклейка). К концу весны ооциты, находясь на стадии цитоплазматического роста, начинают смещаться в каудальном направлении, и в мае — июне они достигают уровня зачатка бурсы, располагаясь в послеротовой области в один и при этом довольно редкий

слой, подстилающий семенник. Амебоидная форма ооцитов, по-видимому, может служить подтверждением способности их к перемещению. Следует добавить, что в области мозга ооциты отличаются заметно меньшими размерами по сравнению с ооцитами, расположенными каудальнее. К концу периода размножения яйцеклетки наблюдаются и на уровне мужского совокупительного аппарата, и даже за ним. По мере смещения ооцитов из передней зачатковой зоны в послеротовую область новые и более молодые ооциты (стадия раннего цитоплазматического роста) пристраиваются под теми ооцитами, которые переместились ранее и успели заметно продвинуться в своем развитии (поздняя стадия цитоплазматического роста, начало вителлогенеза).

Исходя из вышеизложенного, можно со значительной долей вероятности заключить, что медиальный половой зачаток служит локализованной зачатковой зоной яичника. Следовательно, характерные для него клетки II и III типа рассматриваются как женские половые клетки. Для исчерпывающей аргументации данной точки зрения желательно установить пол гаметоцитов медиального полового зачатка, но пока этого сделать не удалось по следующей причине: в генеративной фазе сперматоциты ничем не отличаются от ооцитов (Дробышева, 1972), а следующая, типичная для ооцитов стадия цитоплазматического роста, наблюдается впервые лишь у тех половых клеток, которые находятся уже вне медиального полового зачатка.

ЛИТЕРАТУРА

Дробышева И. М. Данные по гаметогенезу бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). — Вестн. ЛГУ, 1972, № 9, с. 28—39.

Дробышева И. М. и Мамкаев Ю. В. Сезонные различия и возрастная динамика у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). — В кн.: Исследования фауны морей, т. 13(21). Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974, с. 272—289.

Pedersen K. J. The cellular organization of *Convolutà convoluta,* an acoel turbellarian: a cytological, histochemical and fine structural study. — Z. Zellforsch., 1964, Bd 64, N 5, S. 655—687.

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПАРЕНХИМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

Ю. В. Мамкаев, Т. Г. Маркосова

Изучение паренхимы — наименее организованной гистологической структуры многоклеточных — представляет особый интерес для эволюционной морфологии и филогенетической зоологии (Беклемишев, 1925, 1964). Среди низших Metazoa, тело которых состоит из двух пластов (наружного — кинобласта и внутреннего — фагоцитобласта) бескишечные турбеллярии (наряду с губками и трихоплаксом) характеризуются паренхимной организацией всего фагоцитобласта. Однако эту особенность Acoela далеко не все исследователи считают примитивной, что связано с определенной трактовкой, согласно которой бескишечные турбеллярии рассматриваются как вторично деградированные животные (см. Иванов, Мамкаев, 1973, 1978). Для решения этой проблемы требуются углубленные исследования с применением комплекса современных методик, в том числе электронной микроскопии.

В данном сообщении излагаются некоторые результаты электронномикроскопического исследования трех представителей бескишечных турбеллярий — дальневосточной *Oxyposthia praedator* и беломорских *Convoluta convoluta* и *Anaperus biaculeatus.* Материал собирался на биостанции «Восток» Института биологии моря ДВНЦ и Беломорской станции Зоологического института АН СССР и обрабатывался с использованием обычных электронномикроскопических методик. Наиболее приемлемой оказалась последовательная фиксация 5% раствором глютаральдегида (с добавлением 2% таннина) и 2% раствором четырехокиси осмия, приготовленными на фосфатном буфере Миллонига. Полутонкие и тонкие срезы готовились на ультратоме LKB-III. Исследование производилось на электронных микроскопах «TESLA» BS-613 и «TESLA»-500.

В работе рассматривается клеточный состав паренхимы и топография ее элементов. В ходе изложения обращается внимание на преобразование клеток центральной паренхимы и возникновение в ней полостей, на контакты между клетками, на взаимоотношения паренхимы с эпидермисом (т. е. фагоцитобласта с кинобластом). Рассмотрение структур мы проводим на примере *Oxyposthia praedator,* данные по *Convoluta convoluta* и *Anaperus biaculeatus* привлекаются лишь для дополнения основного описания.

В паренхиме *Oxyposthia praedator* мы различаем клетки и их дериваты следующих типов: 1) мелкие мало дифференцированные клетки; 2) крупные округлые и отростчатые клетки, синцитиальную массу и остатки клеточного материала в центральных полостях; 3) клетки с запасными питательными веществами; 4) железистые клетки и их

секрет; 5) мышечные и 6) нервные клетки с отростками. Что касается половых клеток, то во избежание чрезмерного усложнения картины, мы их рассматривать не будем.

Располагающиеся в периферической паренхиме мелкие мало дифференцированные клетки имеют овальное ядро с ядрышком и относительно небольшое количество цитоплазмы (рис. 1, вклейка). По ультраструктуре они соответствуют необластам других турбеллярий (Hay a. Coward, 1975). Очевидно от них происходят клетки других типов, среди которых в паренхиме преобладают относительно крупные компактные и отростчатые клетки (рис. 2—7, вклейка). Для них характерны трубковидные цистерны гладкого эндоплазматического ретикулума, образующие цепочки, различной формы и размеров вакуоли и значительные участки цитоплазмы, ограниченные мембраной (рис. 2). В этих цитоплазматических участках и вакуолях имеются разнообразные включения: обрывки мембран и эндоплазматического ретикулума, миелиновые тельца (рис. 3—4). Все это, на наш взгляд, свидетельствует об активных автофагических процессах. Клетки, о которых идет речь, дают весьма пеструю картину состояний. Внимательное ее рассмотрение, с учетом топографии отдельных элементов позволяет составить представление о судьбе описываемых клеток. Это — основной элемент центральной паренхимы и единственный тип клеток, с которым можно связать пищеварительные процессы. Для краткости мы будем называть их пищеварительными, не вдаваясь пока в особенности их функционирования.

Пищеварительные клетки дифференцируются в периферической паренхиме и постепенно смещаются в центральную. У *Convoluta convoluta* перемещение пищеварительных клеток из периферической паренхимы к центру хорошо продемонстрировано в экспериментах с тимидиновой авторадиографией (Дробышева, 1976, 1978). Молодые пищеварительные клетки, еще лишенные отростков и автофагических вакуолей, располагаются преимущественно в периферической паренхиме, там же, где необласты (рис. 5). Но в них уже могут наблюдаться обширные обособленные участки цитоплазмы, ограниченные мембраной. Смещаясь в центральную паренхиму, клетки увеличиваются в размерах и приобретают неправильные очертания. От некоторых из них отходят разветвленные отростки сложной конфигурации, подчас соединенные с центральным телом клетки лишь узким мостиком. В таких случаях обращает на себя внимание отсутствие вакуолей в центральном теле и обилие их в отростках (рис. 6). Все новые и новые участки цитоплазмы втягиваются в автофагические процессы. В некоторых из них можно видеть своеобразные «кристаллоиды» — неправильной формы тельца с толстой осмиофильной стенкой (рис. 7).

На границе с центральными полостями между пищеварительными клетками обычно различима прослойка цитоплазмы, переполненная вакуолями, в которой наблюдаются ядра, не отделенные друг от друга плазматическими мембранами (рис. 8, вклейка). Данную структуру можно рассматривать как симпластическую (или синцитиальную), однако стоит отметить несамостоятельность и эфемерность этого образования. Оно возникает благодаря разрушению плазматических мембран пищеварительных клеток, что связано с их перерождением в результате автофагических процессов. В свою очередь оно дает деградирующую массу, благодаря чему образуются центральные полости (рис. 9, вклейка). Перерождающиеся клетки могут распадаться, минуя синцитиальное состояние. Об этом свидетельствуют участки, в которых между целыми клетками в полости лежат остатки клеточного материала. Эта масса дезинтегрированного клеточного материала насыщена различного рода вакуолями и мембранами (рис. 10, вклейка). Среди них особый интерес представляют вакуоли со скоплением зерен

и мембран: такие же вакуоли встречаются и в пищеварительных клетках (рис. 3), а это наглядно демонстрирует, что появление клеточного детрита в центральных полостях обусловлено разрушением именно пищеварительных клеток. В вакуолях пищеварительных клеток и их дериватах обнаружена кислая фосфатаза (Маркосова, 1974, 1976). О возникновении полостей за счет перерождения клеток, кроме наличия в полостях дезинтегрированного клеточного материала, свидетельствует и то, что между полостью и граничащими с ней клетками часто наблюдается не одна, а две мембраны (рис. 12, вклейка). Одна из них принадлежит, естественно, целой клетке, другая — осталась от развалившейся. У *Convoluta convoluta* и *Anaperus biaculeatus* в области центральных полостей обычны ячеистые структуры с парами мембран, образованные остатками клеток, плазматические мембраны которых еще сохранились.

Биологический смысл перерождения клеток центральной паренхимы заключается в выработке и освобождении пищеварительных ферментов очевидно лизосомной природы, используемых для внеклеточного переваривания пищи (Мамкаев, 1973; Маркосова, 1974, 1976; Дробышева, Мамкаев, Маркосова, 1976). Очевидно, животные, находящиеся на крайне низкой ступени организации, в частности, еще не сформировавшие специальных железистых клеток для секреции пищеварительных ферментов, выработали этот своеобразный механизм как приспособление к питанию относительно крупной добычей, недоступной фагоцитозу и внутриклеточному пищеварению.

Третий тип паренхимных клеток — это неправильной формы клетки с запасными включениями в виде липидных капель и гранул гликогена (рис. 11, вклейка).

Между клетками паренхимы, в первую очередь, между пищеварительными клетками, наблюдаются своеобразные клеточные контакты. За исключением области центральных полостей с деградирующей клеточной массой плазматические мембраны паренхимных клеток обычно примыкают друг к другу. Вместе с тем между клетками существуют локальные расширения с видоизмененными мембранами (рис. 13—15, вклейка). В этих местах одна или обе мембраны образуют разнообразные выпячивания или складки. Некоторые из них явно отделяются в межклеточное пространство. Можно различить видоизмененные мембраны в виде пальцевидных выпячиваний (рис. 13), округлых пузырьков (рис. 14) и концентрических слоев мембран (рис. 15). Есть участки, где пальцевидные выпячивания и концентрические мембраны примыкают друг к другу, тем самым создается впечатление, что это разные проявления одного и того же процесса (рис. 15). Иногда фрагменты мембран отделяются от обширных участков поверхности клетки (рис. 11, 17), подчас почти по всей длине ее поверхности; это может привести в конце концов к нарушению целостности и распаду клетки. Во всяком случае иногда плазматические мембраны уже не отграничивают клетки друг от друга, а распадаются на массу обособленных пузырьков.

Обращает на себя внимание наличие в паренхиме многочисленных секреторных клеток с палочковидным секретом сетчатой структуры (рис. 16, 18—20, вклейка), с секретом в виде более тонких палочек фибриллярной структуры (рис. 21, вклейка) и с гранулярным секретом (рис. 22, вклейка). Секреция этих желез идет по голокриновому типу (рис. 19). Секрет всех трех типов выводится наружу, так что речь идет о кожных железах. Обычно подразумевается, что такие железы имеют эпидермальное происхождение, благодаря чему их называют «погруженными кожными железами». Однако в глубине паренхимы можно наблюдать секреторные клетки, находящиеся на всех стадиях развития, в том числе явно молодые, не имеющие выводных протоков.

Напротив, в эпидермальном слое встречены только резервуары с секретом. У них можно различить стенку, образованную мембраной и примыкающим к ней тонким слоем цитоплазмы (рис. 23, вклейка). Иногда здесь видны параллельные фибриллы, ориентированные вдоль резервуара. По-видимому, стенка резервуара представляет собой остаток клеточной стенки. Наличие в паренхиме далеко от эпидермального слоя молодых секреторных клеток, свидетельствует о том, что они дифференцируются именно здесь, а не в эпидермисе. В противном случае они наблюдались бы только вблизи поверхности тела (т. е. картина была бы противоположна той, которую мы наблюдаем в действительности).

Вывод о дифференциации и развитии кожных желез в паренхиме ставит вопрос о способах выведения секрета. Логично было бы пред-

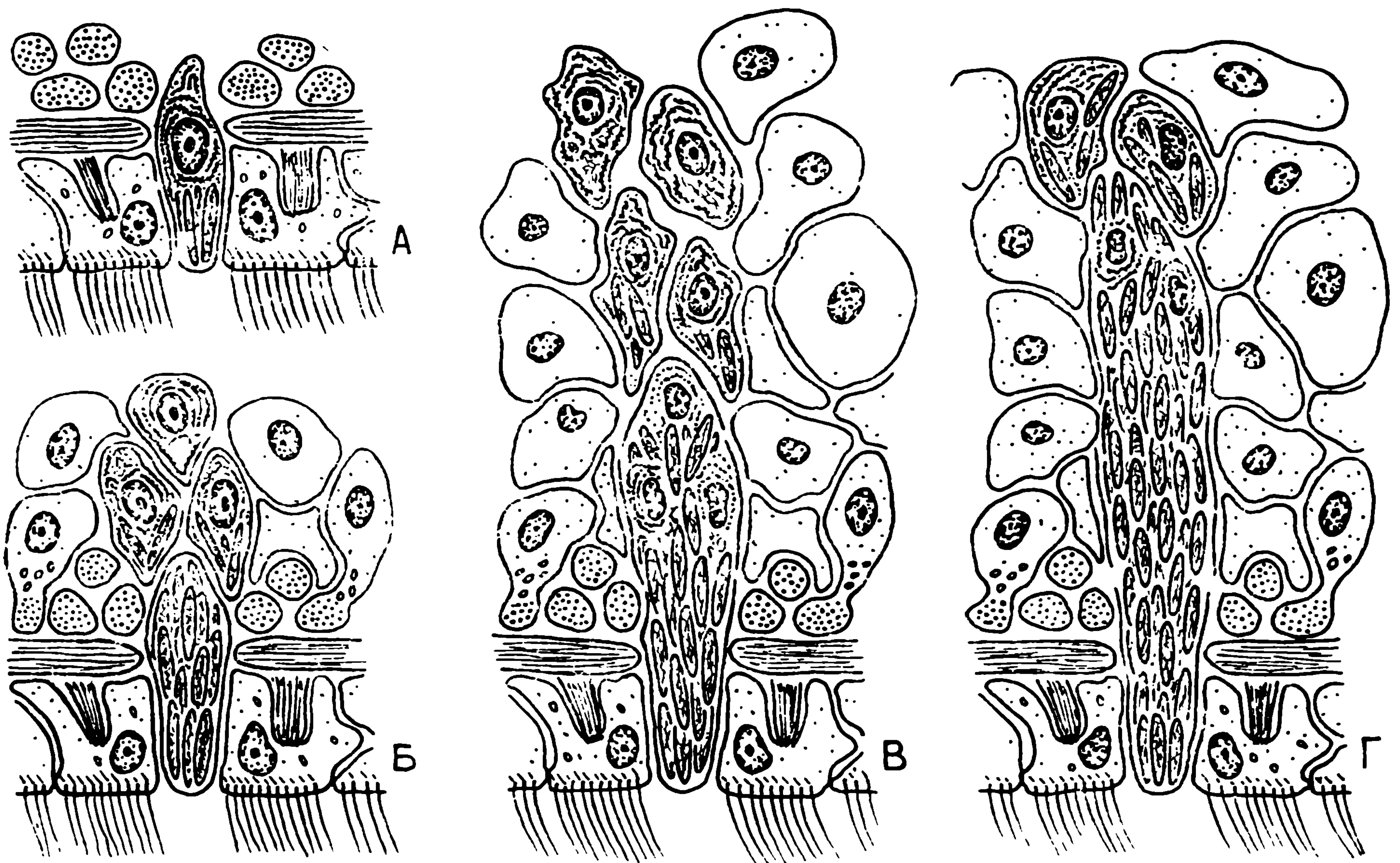


Рис. 24. *Oxyposthia praedator*. Схема выведения секрета кожных желез. А—Г — последовательные стадии образования резервуара кожной железы.

положить, что развивающаяся секреторная клетка вытягивается и образует отросток в направлении к поверхности тела. Однако в электронный микроскоп таких отростков у них наблюдать не удалось (маловероятно, что такие по существу уже переродившиеся клетки способны давать отростки). Кроме того, резервуары желез часто во много раз превышают размеры отдельных секреторных клеток, в том числе и зрелых. Иногда такие клетки примыкают к резервуару, а их остатки с ядром можно наблюдать и в самом резервуаре. На наш взгляд, выведение секрета можно представить следующим образом (рис. 24). По-видимому, секреторные клетки дифференцируются поблизости от эпидермального слоя или даже в его пределах, так что в итоге их резервуары достигают поверхности тела. Возможно, что зрелые секреторные клетки, накапливая секрет, мигрируют к эпидермальному слою. Такую картину наблюдал Ленц, исследовавший в электронном микроскопе железистые рабдитообразующие клетки планарий (Lentz, 1967). К таким резервуарам, образовавшимся вследствие голокриновой секреции, присоединяются другие зрелые секреторные клетки, которые, перерождаясь, выделяют свой секрет в резервуары. В результате прокладываются выводные пути, которые благодаря такому суммированию деятельности отдельных клеток, могут достигать обширных размеров.

Вопрос о способе выведения секрета в данной ситуации, естественно, требует еще дальнейших исследований. Что касается вывода о дифференциации секреторных клеток в паренхиме, то он нам представляется достаточно аргументированным.

В судьбе секреторных и описанных ранее пищеварительных клеток улавливается определенное сходство. В первом случае мы сталкиваемся с весьма архаичным способом секреции и выведения секрета наружу, во втором — с еще более архаичным, весьма нерациональным способом выработки и освобождения пищеварительных ферментов. В обоих случаях клетки перерождаются, в результате чего образуются полости. Бескишечные турбеллярии, по-видимому, еще не достигли того уровня организации, когда развиваются более совершенные способы секреции.

Микроскопирование живого материала и использование гистохимических методик, в частности, комбинированного метода окраски альциановым синим с ШИК-реакцией, позволяет дать дополнительные сведения о рассматриваемых железах (более подробная характеристика будет им дана в отдельном сообщении). У живых экземпляров палочковидному секрету с сетчатой структурой отвечает секрет в виде оранжевых веретен длиной 6—7 мкм. Они разрушаются в воде, спиртах и ацетоне, так что при электронном микроскопировании не всегда удается различить их контуры. Упомянутой смешанной окраской они красятся в голубой цвет, что свидетельствует о наличии в этом секрете кислых мукополисахаридов. Железы этого типа рассеяны по всему телу животного. Палочковидный секрет с фибриллярной структурой также хорошо различим на живом материале и имеет вид тонких, несколько изогнутых прутиков; прутики бесцветны, их длина около 7 мкм. Они окрашиваются в малиновый цвет, что указывает на содержание в них нейтральных мукополисахаридов. Эти железы располагаются на вентральной стороне тела, в частности, они образуют большое скопление между ртом и трубковидным органом. Железы с секретом в виде гранул встречаются как в дорсальной, так и в вентральной областях тела. Такую же локализацию обнаруживают и железы, окрашивающиеся в фиолетовый цвет, что может служить указанием на сульфомуциновую природу их секрета. По-видимому, они отвечают клеткам с гранулярным секретом. На живом материале эти железы обнаружить не удалось. Любопытно, что сетчатый и гранулярный секрет, а также остатки железистых клеток этих типов, обнаруживаются в центральных областях среди остатков клеточного материала.

В периферической паренхиме богато представлены также волокна мышечных и нервных клеток (рис. 25, вклейка). Интересно, что мышечные волокна проникают в эпидермальный слой и оканчиваются подчас вблизи поверхности тела. Что касается нервных волокон, то их пучки располагаются на разных уровнях: как в паренхиме, под кожной мускулатурой или среди мышечных пучков, так и в эпидермальном слое (рис. 25).

Приведенные данные, свидетельствующие о дифференциации секреторных клеток кожных желез в паренхиме и демонстрирующие наличие мышечных и нервных элементов в эпидермальном слое, приводят к выводу о тесной взаимосвязи у бескишечных турбеллярий паренхимы и эпидермиса, о еще слабом обособлении у них фагоцитобласта и кинобласта. В частности, у *Oxyposthia praedator* эпидермальные клетки имеют весьма неправильную конфигурацию, по сути дела они амебоидного облика, их базальные концы растрепаны и лежат на разной глубине, между ними проникают элементы паренхимы. О таком эпителии действительно можно сказать, что в сущности это лишь пограничный слой паренхимы (Беклемишев, 1925, 1937, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Морфологическая проблема животных структур. — Изв. Биол. НИИ при Пермск. гос. ун-те, 1925, № 3, прилож. I, с. 1—74.

Беклемишев В. Н. Класс ресничных червей (Turbellaria). — В кн.: Руководство по зоологии, т. 1. Беспозвоночные. М.; Л., 1937, с. 386—457.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, т. 1. Проморфология. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Наука, 1964. — 432 с.

Дробышева И. М. Авторадиографическое исследование организации паренхимы бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 11—12.

Дробышева И. М. Исследование организации паренхимы бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard) с помощью тимидиновой авторадиографии. — В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978, с. 59—60.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 15—16.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви, их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. — Л.: Наука, 1973. — 222 с.

(Иванов А. В., Мамкаев Ю. В.) Ivanov A. V., Mamkaev Y. V. Über die Struktur des Digestionsparenchyms bei Turbellaria Acoela. — Acta zool. fenn., 1978, Bd 154, S. 59—61.

Мамкаев Ю. В. Особенности гистологической и цитологической организации бескишечных турбеллярий. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 г. Зоол. инст. АН СССР: Тез. докл. Л., 1973, с. 18—19.

Маркосова Т. Г Выявление кислой фосфатазы как метод исследования пищеварительной паренхимы бескишечных турбеллярий. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1973 г. Зоол. инст. АН СССР: Тез. докл. Л., 1974, с. 19—20.

Маркосова Т. Г. Активность кислой фосфатазы в процессе пищеварения у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta.* — Ж. эволюц. биохимии и физиол., 1976, т. 12, с. 183—184.

Hay E., Coward S. J. Fine structure studies on the planarian *Dugesia.* 1. Nature of the «neoblast» and other cell types in noninjured worms. — J. Ultr. Res., 1975, vol. 50 N 1, p. 1—21.

Lentz T. L. Rhabdite formation in *Planaria:* the role of microtubules. — J. Ultr. Res., 1967, vol. 17, p. 114—126.

О ГИСТОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

Ю. В. Мамкаев

Гистологическая организация ресничных червей дает исключительно разнообразный спектр состояний от уровня, еще напоминающего губок или *Trichoplax,* и до вполне сформированных тканей. Благодаря этому исследования турбеллярий могут дать уникальный материал для познания процессов формирования тканевых систем Metazoa. В данной работе обращается внимание на некоторые особенности этих процессов, в качестве примера рассматривается пищеварительная система ресничных червей.

Для обсуждения вопросов формирования гистологической организации многоклеточных, наряду с широко известными обобщениями А. А. Заварзина (1945, 1947), много дают и представления В. Н. Беклемишева (1925, 1937, 1964). Особого внимания, на мой взгляд, заслуживает его полузабытая ныне работа «Морфологическая проблема животных структур (К критике некоторых из основных понятий гистологии)» (1925), весьма полезная в методологическом отношении *. В ней В. Н. Беклемишев предпринял чисто конструктивный подход к анализу организации гистологических структур. Опираясь на принципы симметрии, он постулировал, что наименее организованной гистологической структурой следует считать однородное соединение одинаковых анаксонных или полиаксонных клеток, «расположенных друг относительно друга без какой-либо повторяющейся правильности» (стр. 34, 46, 49, 51). Эту структуру он принял за исходную для Metazoa и по сходству с паренхимной тканью растений назвал первичной, или однородной, паренхимой (стр. 35). Производные, более организованные гистологические структуры, по представлениям В. Н. Беклемишева, выводятся из первичного аморфного состояния путем изменений, «которые сводятся к нескольким главным типам: 1) возникновение различий между клетками; 2) слияние клеток; 3) образование межклеточных веществ; 4) распределение различно дифференцированных элементов по различным участкам тела, т. е. тканеобразование, и 5) возникновение структурных закономерностей во взаимном расположении элементов» (стр. 35, ср. также стр. 66).

Перечень, данный В. Н. Беклемишевым, интересен прежде всего своей полнотой: он включает, пожалуй, все мыслимые варианты изменений гистологических структур. Показательно также, что В. Н. Беклемишев рассматривает перечисленные способы преобразований не как последовательные ступени эволюции, а как р а з н ы е способы усовершенствования организации, которые могут проявляться независимо и

---

* Об этой работе прекрасно написал П. Г. Светлов (1963), подчеркнув большое значение ее для эволюционной гистологии.

в разной последовательности (стр. 35, 66). Учитывать все вероятные способы преобразований (и все морфо-функциональные варианты) очень важно — складывается впечатление, что в эволюции реализуются все возможности, которые открываются перед данной морфофункциональной системой (Мамкаев, 1966, 1968). Для того, чтобы составить достаточно полное представление о формировании и путях эволюции той или иной организации, необходимо учесть все способы перестроек.

Соображения В. Н. Беклемишева хорошо согласуются с идеями, развиваемыми ныне сторонниками системного подхода к изучению живой природы. Особенно показательна в этом отношении концепция Ю. А. Урманцева (1974), по которой существует только семь способов преобразования систем — три главных и четыре производных. Главные способы — изменения числа элементов системы, изменения отношений между ее элементами и изменения самих элементов. Производные способы — сопряженные изменения перечисленных типов: числа и отношений; отношений и элементов; элементов и числа; числа, отношений и элементов. Данный принцип позволяет учесть все типы эволюционных преобразований, помогает находить недостающие варианты. Вместе с тем для его применения на практике необходимо установить, в каких конкретных формах в исследуемой системе проявляются преобразования перечисленных типов. Применительно к гистологическим системам с этой целью можно воспользоваться уже имеющейся разработкой В. Н. Беклемишева. Что касается его представлений о возможности независимых эволюционных преобразований, то в последние годы получили распространение идеи о комбинаторике эволюционных процессов (см., напр., Г А. Заварзин, 1974). Действительно, в низкоорганизованных и формирующихся системах различные способы преобразований могут осуществляться независимо, без определенной последовательности.

Рассмотренный чисто конструктивный подход, естественно, недостаточен для решения проблемы происхождения многоклеточных и их тканей, вместе с тем это — необходимый этап в анализе организации живых систем и в эволюционных построениях. В отмеченной работе В. Н. Беклемишев не обсуждает эволюцию гистологических систем в конкретных группах животных (решая подобные эволюционные проблемы в других работах он, конечно, не ограничивается одним конструктивным подходом). Но, хотя в его работе речь и идет, по существу, о чисто формальном конструировании, в ней ярко показано, что в эволюционных построениях нельзя не учитывать степень организованности живых систем, разные способы достижения продвинутых состояний. Далее попытаемся использовать представления В. Н. Беклемишева для анализа процессов формирования тканей на примере пищеварительной системы турбеллярий.

К настоящему времени уже достаточно хорошо аргументирована концепция, по которой Metazoa выводятся из колоний жгутиконосцев (Мечников, 1886; Захваткин, 1949; Иванов, 1968). Таким образом, исходное состояние предковых колоний характеризуется уже довольно упорядоченной структурой, образованной монаксонными гетерополярными клетками, правильно ориентированными относительно друг друга * Следует отметить, однако, что если паренхимное состояние и нельзя считать исходным для колоний жгутиконосцев, давших многоклеточных, то его все же вполне можно принять за исходное для фагоцитобласта.

---

* Вместе с тем было бы неправильно рассматривать эту структуру как эпителиальную (ср. Беклемишев, 1925, стр. 63—65). Неотъемлемая особенность эпителиальной структуры заключается в наличии непосредственных контактов между клетками. А в колониях жгутиконосцев клетки не контактируют друг с другом, они связаны лишь различного рода оболочками, домиками, студенистыми обкладками, которые

Обычно формирование организации Metazoa представляют как дифференциацию сравнительно однородной структуры исходных колоний на два пласта — наружный (кинобласт) и внутренний (фагоцитобласт). Однако было бы целесообразно рассматривать внутренний пласт как новообразование. Это зачаток и пищеварительной системы и тканей внутренней среды. Вот для этого-то новообразования и справедлив постулат о первичности паренхимной организации: первое специфическое для Metazoa приобретение появляется в виде крайне низко организованной структуры. Это состояние и можно принять за исходное для гистологических систем, сформировавшихся позднее в фагоцитобласте.

Обычно принимается, что фагоцитобласт возник в форме однородной паренхимы (Мечников, 1886; Заварзин, 1945, 1947; Иванов, 1968, 1976). Однако это могли быть и разнородная паренхима, и паренхима с промежуточным веществом. Здесь нет необходимости обсуждать данный вопрос подробно. Отчасти он уже освещен все в той же работе В. Н. Беклемишева, а отсутствие достаточного фактического материала не дает возможности делать решительные выводы. Хочется все же высказать два соображения:

1. У протомонадин, в том числе у их колониальных форм, широко распространены студенистые оболочки и домики. Это обстоятельство может служить доводом в пользу представлений Н. А. Ливанова (1914) о изначальном присутствии студенистой субстанции в структуре колониальных жгутиконосцев, ведущих к Metazoa (а следовательно, о первичном ее присутствии в составе фагоцитобласта).

2. Известные ныне колониальные хоанофлагелляты типа *Proterospongia* слишком еще далеки от состояния, когда можно было бы говорить о наличии фагоцитобласта, а у губок, и даже у *Trichoplax,* он представлен уже смешанной паренхимой с клетками нескольких типов. Таким образом, фагоцитобласт в виде однородной паренхимы нам не известен. Поэтому нет основания утверждать, что исходный фагоцитобласт Metazoa непременно был однородной паренхимой, а не смешанной (выселяющиеся клетки могли, конечно, отличаться друг от друга по каким-то параметрам).

Подобные сопоставления приводят, как мне кажется, к естественному предположению о формировании фагоцитобласта на разных ступенях эволюции колониальных предков Metazoa. Он мог образоваться и у колоний, клетки которых были соединены лишь студенистым веществом (некоторое представление об этом состоянии может дать *Proterospongia*), и позже, когда студенистое вещество исчезло и колония стала компактной. Исчезновение студня можно объяснить появлением клеточных контактов, которые заменили первоначальные связи через студень и сделали его необязательным. Как бы то ни было, наименее организованный фагоцитобласт дошедших до нас Metazoa представляет собой смешанную паренхиму. У губок она содержит межклеточную субстанцию — мезоглею, которую Н. А. Ливанов сопоставлял со студенистым веществом предковых колоний, у *Trichoplax* и *Acoela* она ее не имеет.

Итак, наименее организованные гистологические структуры, которые мы застаем у *Trichoplax*, губок, бескишечных и некоторых других низших турбеллярий — это смешанная паренхима и близкие к ней состояния. Эти структуры представляют собой разнородные мультифункциональные образования, о гистологической организации которых судить довольно трудно. Для распознания в них отдельных гистологических

подчас образуют общий студень. Это касается как протомонадин, так и растительных жгутиконосцев (цитоплазматические мостики вольвоцид — приобретение, свойственное уже далеко продвинутым колониям).

систем требуются определенные критерии, установить которые можно, исходя из методологической разработки В. Н. Беклемишева.

Системность гистологической организации заключается в функциональных взаимодействиях и генетических связях между клетками (Заварзин, 1976). Судить же об организованности и эволюции гистологических систем приходится по тем показателям, которые отражают процессы, перечисленные В. Н. Беклемишевым. К ним нужно только добавить оценку камбиальности. Перечислю те параметры, которые далее будут приниматься во внимание:

1. Характер и степень морфофункциональной специализации клеток. Здесь различимы две ситуации: либо клетки гистологической системы дифференцированы в разных направлениях, либо клеточная масса системы специализирована в одном направлении.

2. Степень территориальной обособленности гистологической системы.

3. Степень развития пограничных образований, отделяющих гистологические системы друг от друга. Применительно к кишечному эпителию это — мышечная мантия или базальная мембрана.

4. Степень упорядоченности структуры. В нашем случае — степень эпителизации.

5. Характер камбиальности. В нашем случае — наличие или отсутствие собственного камбия.

За исходную гистологическую организацию пищеварительной системы, казалось бы, можно принять такую, когда в разнородной паренхиме выделяется определенный тип клеток, специализирующихся на переваривании пищи путем фагоцитоза. Однако, пока клетки фагоцитируют пищу порознь, до системы, в полном смысле слова, дело еще не доходит — это лишь клеточная дифференцировка, состояние, которое предшествует гистологической системе. Такое состояние можно, по-видимому, уловить у губок. В примитивных случаях у них пищу фагоцитируют не только амебоидные клетки паренхимы, но и хоаноциты, которые захватывают пищевые частицы и могут сами же их переваривать, погружаясь в паренхиму и приобретая амебоидную форму. В таких случаях говорить о какой бы то ни было системе еще не приходится. Другие губки делают шаг вперед: у них хоаноциты теряют способность к перевариванию пищевых частиц и даже к их захвату. У таких губок из круга амебоцитов, возможно, и выделяются клетки, специализирующиеся как пищеварительные. Таким образом, губки представляют собой столь примитивную группу, в пределах которой можно найти самые истоки пищеварительной системы.

Ресничные черви по сравнению с губками ушли далеко вперед. Даже у низших из них удается уловить несомненные свидетельства гистологического обособления пищеварительной системы. Вместе с тем турбеллярии дают исключительные возможности для исследования формирования системы кишечного эпителия. Уже у бескишечных турбеллярий всегда имеются территориальные различия в распределении элементов фагоцитобласта, хотя в то же время сам он в большинстве случаев еще слабо обособлен от кинобласта (Беклемишев, 1915, 1937, 1964; Иванов, 1952а; Иванов и Мамкаев, 1973; Мамкаев, 1968; Мамкаев и Маркосова, данный сборник). Топографическая дифференцировка элементов фагоцитобласта всегда выражена в том, что у всех Acoela различима околоротовая область с измененной рыхлой паренхимой или с центральной полостью. Кроме того, можно выделить, по крайней мере, пять состояний, которые дают представление о весьма интересных эволюционных процессах:

1. Паренхима довольно однородная (например, у *Diopisthoporus longitubus, Proporus venenosus, Aechmalotus pyrula, Oligochoerus erythrophthalmus, Convoluta sagittifera*).

2. Паренхима подразделена на центральную и периферическую (у целого ряда форм, например, у *Oxyposthia praedator, Convoluta convoluta, Convoluta bifoveolata*).

3. В периферической паренхиме, под эпидермальным слоем имеется система лакун, сопоставимая со схизоцелем (например, у *Proantroporus murmanicus, Haploposthia rubropunctata, H. monogonophora, Faerlea fragilis, F glomerata, Paraphanostoma tringuliferum, Mecinostomum auritum*).

4. В центральной паренхиме имеется постоянная обширная полость (например, у *Proantroporus murmanicus*, Hofsteniidae, Nemertodermatidae).

5. Центральная полость столь развита, что, по существу, вытесняет паренхиму и может достигать эпидермального слоя (например, у *Aktinoposthia beklemischevi, Paraproporus rubescens, Proporus brochii*).

Центральная паренхима несет уже одну основную функцию — функцию пищеварения. Как только мы начинаем отличать эту паренхиму от периферической, мы получаем возможность судить о наличии некой гистологической системы, а именно — выяснить, связаны ли эти территориально выделившиеся клетки какими-то функциональными зависимостями или это простая совокупность одинаково функционирующих клеток. И хотя на территории пищеварительной паренхимы еще нередко встречаются мышечные, железистые или половые элементы, все же постепенно проявляются определенные характерные особенности данной системы. У некоторых форм центральная полость не только обширна и постоянна, но и довольно четко очерчена. Это свойственно представителям семейств Hofsteniidae и Nemertodermatidae, у которых центральная паренхима, в сущности, представляет собой уже стенку центральной полости. Как показывает электронномикроскопическое исследование представителей рода Nemertoderma, эта стенка образована крупными клетками, спаянными между собой выростами сложной формы (Tyler, Rieger, 1977). Со стороны просвета находится переплетение клеточных отростков (план строения, собственно говоря, такой же, как и у исследованной нами *Oxyposthia praedator*, только топографическая обособленность центральной паренхимы выражена более четко). Некоторые исследователи рассматривают эту структуру *Nemertoderma* уже как кишку (Westblad, 1937, 1949; Karling, 1940, 1967, 1974; Tyler, Rieger, 1977), но если это и кишка, то своеобразная — с неэпителизованной стенкой. И. И. Мечников (1877) называл такую структуру «амебовидным эпителием». Это состояние очень интересно с эволюционной точки зрения: у таких форм процесс топографического обособления данной гистологической системы в основном уже закончился, а процесс эпителизации еще не начался.

Пищеварительная паренхима бескишечных турбеллярий характеризуется однородным составом. Она образована амебоидными клетками и их дериватами — синцитием *, продуктами деструкции клеток и полостями, образовавшимися в результате разрушения клеток. Специальные железистые клетки, которые секретировали бы пищеварительные ферменты, у Acoela отсутствуют. Лишь у *Nemertoderma* описаны железистые элементы (так называемые Körnerkolben), которым приписывают данную функцию. Впрочем, указанные выше авторы считают целесообразным выделить ее представителей в особый отряд. Амебоидные клетки центральной паренхимы можно отнести к одному типу. Это своеобразные пищеварительные клетки фагоцитарной природы, которые, разрушаясь, дают пищеварительные полости; судьба этих клеток была рассмотрена в предыдущей статье (Мамкаев и Маркосова, данный сборник). Очевидно, они подобно обычным фагоцитам вы-

* По терминологии, принятой в гистологии, это — симпласт.

рабатывают лизосомные ферменты, но вместо фагоцитоза пищи здесь разыгрываются автофагические процессы — в сущности, идут те же процессы, но иной направленности. А. В. Иванову (1952а) удалось обнаружить свидетельства переваривания этими клетками и пищевых частиц. По-видимому, у них еще сохраняется иногда способность к обычному фагоцитозу. Следует отметить, что пищеварительные клетки Acoela, ведущие себя столь своеобразно, уже явно специализированы в определенном отношении. Кроме того, стоит обратить внимание на некий элемент взаимодействия между ними: пищеварительные полости с ферментами образуются благодаря согласованным изменениям этих клеток (тем самым достигается своеобразный суммарный эффект). При этом обращает на себя внимание синцитиальная стадия. У таких форм, как *Oxyposthia praedator,* она обычно выражена довольно слабо и, по всей вероятности, кратковременна. У других же это состояние, по-видимому, более устойчиво (Мамкаев и Серавин, 1963; Kozloff, 1972; Богута и Мамкаев, 1972; Crezée, Tyler, 1976).

Рассмотренный механизм переваривания пищи свидетельствует о крайней архаичности бескишечных турбеллярий (Мамкаев, 1973; Ivanov, Mamkaev, 1977). При переходе к питанию относительно крупной добычей, не доступной внутриклеточному перевариванию, их предкам оказалось легче образовать пищеварительные полости за счет разрушения уже имеющихся клеток фагоцитарного типа, чем выработать особые железистые клетки. Возникает впечатление, что этот своеобразный способ функционирования сохраняют и фагоцитарные элементы высших животных. Во всяком случае, при воспалительных реакциях, в нарывах, клетки фагоцитарного типа, очевидно, не просто гибнут, но и освобождают свои лизосомные ферменты, которые явно должны играть активную роль. Если в иммунных механизмах большую роль играет открытый И. И. Мечниковым фагоцитоз, унаследованный от протозойных предков, то естественно ожидать, что используется и архаичное экстраклеточное пищеварение, осуществляемое путем разрушения тех же фагоцитов.

Совсем недавно благодаря использованию тимидиновой авторадиографии выяснилось, что даже у представителя Acoela с достаточно обособленной центральной паренхимой (у *Convoluta convoluta*) камбиальные элементы находятся в периферической паренхиме, т. е. камбий пищеварительной системы топографически еще не обособлен (Дробышева, 1976, 1978; Дробышева, Мамкаев, Маркосова, 1976). Таким образом, даже в своем продвинутом варианте пищеварительная система бескишечных турбеллярий еще не полностью выделилась территориально — истоки ее в периферической паренхиме. В то же время, расположенные в периферической паренхиме камбиальные элементы не рассеяны там равномерно, а преобладают с вентральной стороны и концентрируются в околоротовой области, т. е. обнаруживается тенденция к образованию камбиальной зоны.

У *Convoluta convoluta* в вентральной периферической паренхиме, где концентрируются пролиферирующие клетки, берет начало множество клеток, относящихся к другим системам. В частности, удалось заметить возникновение совокупительных органов и половых клеток за счет массовых необластов (Дробышева и Мамкаев, 1971, 1974; Дробышева, данный сборник). В предыдущей статье данного сборника показано, что секреторные клетки кожных желез также дифференцируются у Acoela в периферической паренхиме. Весьма вероятно, что необласты, свойственные периферической паренхиме, тотипотентны, т. е. намечается ситуация, напоминающая высших губок, у которых, как считают, все клеточные системы происходят от археоцитов. Таким образом, весьма правдоподобным выглядит предположение о том, что пищеварительная система Acoela еще не имеет своего собственного камбия.

Завершая краткое рассмотрение гистологической организации пищеварительной системы Acoela, отметим ее общий примитивный уровень, разнообразие состояний на этом уровне, явные свидетельства прогрессивных изменений, подводящих к формированию кишечника, и ярко выраженную специфическую линию в эволюции: образование пищеварительных полостей за счет разрушения клеток (часто через синцитиальное состояние). Можно сказать, что бескишечные турбеллярии не столько подводят к кишечнику, сколько уводят от него. Разнообразие состояний пищеварительной системы Acoela отражает: 1) ступени ее топографической дифференциации (обособление пищеварительной паренхимы — формирование центральной полости — формирование «неэпителизованной кишки»); 2) разные эволюционные тенденции, характерные для начальных этапов формирования систем.

Между Acoela и другими турбелляриями нет существенного разрыва в гистологической организации пищеварительной системы. Среди Prolecithophora и Neorhabdocoela есть много представителей с близким состоянием. От Hofsteniidae, судя по целому ряду признаков, происходят Lecithoepitheliata, обладающие эпителизованным кишечником (Steinböck, 1966; Reisinger, 1968; Иванов и Мамкаев, 1973). Авторы, различающие у представителей *Nemertoderma* кишку и выделяющие их в особый отряд, включают в него *Meara stichopi,* которая имеет эпителизованную кишку с железистыми клетками (Westblad, 1949). Посмотрим, как за пределами отряда Acoela выглядят параметры, избранные для анализа.

Среди ресничных червей железистые клетки отсутствуют в пищеварительной системе не только у бескишечных турбеллярий (например, у многих представителей Prolecithophora, Neorhabdocoela). У таких турбеллярий в паренхиматозной массе (или «неэпителизованной кишке») обычно имеется центральная полость, в которой пища переваривается экстрацеллюлярно, хотя за пределами Acoela фагоцитоз пищевых частиц отдельными кишечными клетками — обычное явление. Очень хорошо это состояние описано у *Sindesmis franciscana* (Neorhabdocoela), исследованной с помощью электронного микроскопа (Holt, Mettrick, 1975). Эта турбеллярия, обитающая в кишечнике морских ежей и питающаяся населяющими его же инфузориями, имеет кишку, уже подостланную базальной мембраной, но еще с клетками одного типа. Эти клетки без ресничек и микровиллей обладают амебоидной активностью. Разбухая, они вытесняют просвет кишки и содержат пищеварительные вакуоли с перевариващимися инфузориями. Но инфузории перевариваются и в просвете кишки и в экстраклеточных полостях, на которые она может распадаться при разбухании амебоидных клеток.

Дифференциация клеток в различных направлениях представляет собой у турбеллярий весьма постепенный процесс, который идет в пределах класса с разными темпами. Если представители рода *Nemertoderma* и не бескишечные турбеллярии, то, во всяком случае, очень близки к ним. А у *Nemertoderma,* как говорилось выше, уже различимы железистые клетки, хотя кишка еще только едва наметилась. Есть железистые клетки и у *Meara stichopi* с развитой кишкой, так что намечается определенный эволюционный путь. Это путь эволюции пищеварительной системы с ранней дифференциацией железистых клеток. На первых этапах формирования кишечного эпителия, еще до появления базальной мембраны, дифференцируются железистые клетки и у Catenulida (см. напр., Sterrer, Rieger, 1974), у Proseriata, например, у *Monocelis lineata* (Еропкина, 1978), и в линии Hofsteniidae — Lecithoepitheliata (Steinböck, 1966; Reisinger, 1968), и у отдельных представителей Prolecithophora, например, у *Vorticeros ijimai.* Таким образом, даже сейчас, когда сравнительный материал еще невелик, можно отметить, по крайней мере, несколько самостоятельных линий формирования кишеч-

ного эпителия с ранней дифференциацией железистых клеток. С другой стороны, как было показано на примере Syndesmis franciscana, дифференциация железистых клеток может запаздывать по сравнению с появлением базальной мембраны. Лишены железистых клеток и многие другие Neorhabdocoela и большинство Prolecithophora, у которых ряд форм имеет довольно развитый кишечный эпителий с мышечной обкладкой, и *Udonella* (отр. Udonellida), близкая к моногенетическим сосальщикам и темноцефалидам (Иванов, 1952б). По материалам, полученным в нашей лаборатории Л. Я. Кулиничем, из 10 исследованных представителей семейства Plagiostomidae железистые клетки отмечены лишь у одного. Как мы видим, здесь в пределах отряда (и даже семейства) имеются оба состояния — и с железистыми клетками и без них. Сходная картина и в отряде Neorhabdocoela (Holt, Mettrick, 1975).

Наряду с эволюцией клеток пищеварительной системы в разных направлениях (с дифференциацией железистых элементов) у турбеллярий прослеживаются и линии специализации пищеварительных клеток исходного типа. Во-первых, это вышеупомянутая своеобразная специализация пищеварительных клеток Acoela. Во-вторых, — линии, ведущие от фагоцитирующих клеток амебоидного типа к монаксонным гетерополярным клеткам. Благодаря развитию полостного пищеварения (обычно за счет ферментов железистых клеток) эти клетки постепенно развивают способность к пиноцитозу, пристеночному пищеварению и всасыванию уже переваренных продуктов. Так, у некоторых триклад на апикальной поверхности цилиндрических клеток кишки наблюдаются пластинчатые выросты, связанные с развитием новых форм фагоцитоза и характерные для трематод, и микровилли, свидетельствующие о всасывающей функции (Jennings, 1974). В подобных случаях эпителиальные клетки гастродермиса становятся мерцательными (Macrostomida, Polycladida, большинство Catenulida, некоторые Neorhabdocoela). Из этого перечня видно, что в пределах класса турбеллярий ресничные клетки появляются в кишечном эпителии, по крайней мере, четыре раза. У катенулид мерцательные клетки наблюдаются, когда еще нет базальной мембраны (Sterrer, Rieger, 1974). У Neorhabdocoela с мерцательным гастродермисом часто еще нет четкой дифференциации на железистые и фагоцитирующие или абсорбирующие клетки (Jennings, 1977).

Постепенно и разными темпами в пределах отдельных групп происходит у турбеллярий и территориальное обособление пищеварительной системы. Очень слабо, почти так же, как у Acoela, обособлена она у многих представителей Prolecithophora, Neorhabdocoela, Proseriata, Lecithoepitheliata, Catenulida. Особенно это хорошо демонстируют некоторые представители семейства Plagiostomidae (Prolecithophora) и подотряда Kalyptorhynchia (Neorhabdocoela). У них пищеварительные клетки частично перемешаны с клетками паренхимы, от которых они, очевидно, происходят, и с половыми клетками, особенно с желточными. Очень часто массу пищеварительных клеток пересекают мышечные волокна, которые, например, можно наблюдать у *Thylacorchynchus conglobatus, Proschizorhynchus pacificus, Prognathorhynchus gubius* на хранящихся у нас в лаборатории препаратах Л. А. Евдонина. В. Н. Беклемишев (1929) отмечал у Phaenocora polycirra прохождение дорсовентральных мышц сквозь эпителий уже довольно хорошо различимой кишки. Своеобразную кишку с клетками, погруженными в паренхиму, имеет исследованная А. В. Ивановым (1952б) *Udonella caligorum,* у которой мышечные волокна проходят, собственно говоря, в кишечном эпителии, а погруженные клетки не обособлены от паренхимных.

В процессе эволюции пищеварительная система турбеллярий не только обособляется от паренхимы, но в некоторых случаях и отграничивается от нее особыми структурами. Иногда это — просто мышечная обкладка. На эту обкладку, состоящую из кольцевых мышечных

волокон, внимание обратил Л. Я. Кулинич, который заметил ее у пяти из десяти исследованных им видов плагиостомид и назвал ее мышечной мантией. Он же обратил внимание на морфологическое значение мышечной стенки, отделяющей у некоторых плагиостомид от паренхимы тело глотки (глотка типа *pharynx variabilis*). Она эволюционно предшествует более совершенной стенке, устроенной по типу базальной пластинки. Нечто похожее происходит, по-видимому, и в эволюции кишечника. Базальная мембрана, характерная для кишечного эпителия высших форм, известна среди турбеллярий лишь у Polycladida, Tricladida и у отдельных представителей Neorhabdocoela (выше речь шла о *Syndesmis franciscana*, у которой она появилась раньше дифференциации железистых клеток). К сожалению, сравнительных данных относительно этой структуры еще очень мало, тем не менее и сейчас ясно, что у поликлад и Syndesmis она появилась совершенно независимо.

Чрезвычайно интересны турбеллярии для исследования процесса эпителизации. Развитие поляризованных клеток и формирование из них правильного пласта можно проследить здесь на многих рядах форм, в онтогенезе и путем сопоставления разных физиологических состояний. За отправную точку можно принять «неэпителизованный кишечник», представленный в большинстве отрядов. Независимые ряды форм дают *Nemertoderma* — *Meara*, Hofsteniidae — Lecithoepitheliata, Catenulida, Prolecithophora, Neorhabdocoela, Seriata (Proseriata — Tricladida). Иногда в пределах одного отряда можно выделить несколько рядов. Пока эпителизация выражается лишь в появлении более или менее поляризованных клеток со свободными концами, лишенными постоянных структур, она обычно еще очень неустойчива. Такие клетки обладают амебоидной активностью, так что при обильном питании животного теряют свою правильную форму, и эпителиальная структура нарушается. Даже заражение кокцидиями может вернуть такую неустойчивую структуру к исходном состоянию (Reisinger, 1959). На этой ступени остановились очень многие турбеллярии. Более стабильное состояние устанавливается, по-видимому, лишь с появлением мерцательных клеток и клеток, несущих микровилли и пластинчатые выросты. В некоторых группах с такими представителями из довольно близких видов можно составить весьма демонстративные морфологические ряды. Например, среди Catenulida представители рода *Chordarium* и *Rhynchoscolex simplex* имеют неэпителизованный кишечник, *Rhynchoscolex remanei* — эпителиальный, но без ресничек, *Rhynchoscolex eveline* — кишечник с мерцательным эпителием. Таким образом, процесс эпителизации идет у турбеллярий широким фронтом, но крайне медленно и крайне неравномерно. Но все же Catenulida, Gnathostomulida, Macrostomida, Polycladida, а также отдельные представители Neorhabdocoela и Tricladida достигают развитого состояния.

К сожалению, кроме автрадиографического исследования И. М. Дробышевой (1976, 1978), нет специальных работ, посвященных камбиальности пищеварительной системы турбеллярий. Имеются только отдельные наблюдения старых авторов, показывающие, что клетки кишечного эпителия восстанавливаются за счет клеток паренхимы (см. Иванов и Мамкаев, 1973). В частности, В. Н. Беклемишев (1916) описывает в паренхиме *Pterastericola fedotovi* (Neorhabdocoela) скопление клеток, примыкающих к кишке и дифференцирующихся в клетки довольно хорошо выраженного кишечного эпителия. Имеющиеся сведения, несмотря на их скудность, все же позволяют заключить, что не только у Acoela, но и у турбеллярий с довольно развитым кишечным эпителием камбиальные клетки могут еще принадлежать паренхиме. В таких случаях камбий кишечного эпителия еще не обособлен от периферического фагоцитобласта, по меньшей мере территориально не обособлен.

Естественно ожидать, что более совершенный кишечный эпителий, эпителий с базальной мембраной, обнаружит и обособленный камбий.

Существенно, что картина, представленная в данном очерке, отражает те процессы прогрессивной эволюции, которые протекают уже в пределах класса турбеллярий. То, что принято считать ароморфозом, нельзя в данном случае отнести к какому-то особому периоду формирования этого класса. Морфо-функциональный прогресс прослеживается здесь как широкий фронт процессов, протекающих уже в пределах рассматриваемого класса, в ходе эволюции отдельных его групп.

Подводя итоги проведенному разбору, попытаемся выявить некоторые общие особенности, отличающие формирование гистологических систем. Появление новой гистологической системы целесообразно рассматривать как выделение из предшествующей. Это позволяет различать и после появления новой системы эволюционно более старую гистологическую систему и более молодую — материнскую и дочернюю. Структура исходной гистологической системы — разнородная, структура новой, дочерней — однородная (во всяком случае, более однородная по сравнению с материнской). Фагоцитобласт выделяется из структуры, в сущности, близкой по организации к кинобласту. Мышечная и нервная системы — из смешанного эпителия, кишечный эпителий — из смешанной паренхимы и т. п. Это относится и к фагоцитобласту, который возник в однослойных колониях на основе дифференциации их клеток. Материнская система после ухода из нее дочерней несколько обедняется, но не теряет основных особенностей своей организации и, по-видимому, может повторно давать сходные дифференцировки. Выделение новой гистологической системы осуществляется благодаря двум процессам: развитию морфо-функциональных связей между клетками * и территориальному выделению из материнской структуры. Очевидно, это два относительно независимых процесса, так что выделение новой системы может начаться с любого из них. Так, в случае нервной и мышечной систем, процесс начинается, очевидно, с установления связей, в случае пищеварительной — с топографической дифференциации. За точку отсчета, от которой мы можем прослеживать новую гистологическую систему, целесообразно принять состояние, когда определяется ее основной состав (основное структурное ядро ее элементов). Для этого состояния мыслимы две ситуации: 1) исходно в этот состав входят лишь одинаковые элементы, 2) происходит сборка из разных элементов (например, исходное состояние нервной системы по Д. А. Сахарову, 1974). Дальнейшее формирование гистологической системы осуществляется благодаря изменениям, отмеченным В. Н. Беклемишевым, которые относительно независимы и осуществляются в разной последовательности.

Приведенный в этом очерке ход рассуждений позволяет, как мне кажется, высказать также следующее соображение относительно явления параллелизма в эволюции: основа параллелизмов состоит в том, что число морфо-функциональных вариантов и, соответственно, способов эволюции морфо-функциональной системы ограничено, и все варианты и способы реализуются. Это особенно хорошо видно на гистологическом уровне, но относится и к другим.

Основная задача данного очерка состояла в том, чтобы показать, насколько разнообразны ситуации в начальный период эволюции тканей: между состоянием смешанных гистологических структур типа смешанной паренхимы и типичной тканью — весьма пестрый набор различных промежуточных состояний, которые заслуживают пристального внимания.

---

* В сравнительно-морфологических исследованиях можно обнаружить суммарный эффект (например, образование пищеварительных полостей и резервуаров кожных желез за счет разрушения клеток) и клеточные контакты.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. О паразитных турбелляриях Мурманского моря. I. Acoela. — Тр. Петрогр. общ. естествоисп., 1915, т. 43, вып. 4, с. 103—172.

Беклемишев В. Н. О паразитных турбелляриях Мурманского моря. II. Rhabdocoela. — Тр. Петрогр. общ. естествоисп., 1916, т. 45, вып. 4, с. 3—56.

Беклемишев В. Н. Морфологическая проблема животных структур. (К критике некоторых из основных понятий гистологии). — Изв. Биол. НИИ при Пермск. гос. ун-те, 1925, № 3, прилож. 1, с. 1—74.

(Беклемишев В. Н.) Beklemischev W. Die Anatomia von *Fhaenocora (Megaloderostoma n. subg.) polycirra n. sp.* (Turbellaria, Rhabdocoela). — Z. wiss. Zool., 1929, Bd 134, Hf. 4, S. 533—557.

Беклемишев В. Н. Класс ресничных червей (Turbellaria). — В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л., 1937, т. 1, с. 386—457.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Наука, 1964. — Т. 2. Органология. — 446 с.

Богута К. К., Мамкаев Ю. В. К вопросу о структуре паренхимы бескишечных турбеллярий. — Вест. ЛГУ, 1972, № 9, с. 15—27

Дробышева И. М. Авторадиографическое исследование организации паренхимы бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abidgaard). — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 11—12.

Дробышева И. М. Исследование организации паренхимы бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard) с помощью тимидиновой авторадиографии. — В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978, с. 59—60.

Дробышева И. М. Новые данные по морфологии *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela). — В кн.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1979, с. 3—6.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В. Сезонные различия и возрастная морфодинамика у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1970 г. Зоол. инст. АН СССР: Тез. докл., Л., 1971, с. 18—19.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В. Сезонные различия и возрастная динамика у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). — В кн.: Исследование фауны морей, т. 13(21). Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974, с. 272—288.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г. О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 15—16.

Еропкина Е. М. Пищеварительный цикл турбеллярии *Monocelis lineata* (Proseriata). — Вестн. ЛГУ, 1978, № 9, с. 155.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани (1945, 1947). — В кн.: Заварзин А. А. Избранные труды. М.; Л., 1953, т. 4, 717 с.

Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. — Л.: Наука, 1976. — 411 с.

Заварзин Г А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. — М.: Наука, 1974. — 143 с.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). — М.: Советская наука, 1949. — 395 с.

Иванов А. В. Бескишечные турбеллярии (Acoela) южного побережья Сахалина. — В кн.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР М.; Л., 1952а, т. 12, с. 40—132.

Иванов А. В. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835 и положение Udonellidae в системе плоских червей. — В кн.: Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л., 1952б, т. 14, с. 112—163.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. — Л.: Наука, 1968. — 287 с.

Иванов А. В. О гистологической структуре низших Metazoa. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 8—10.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. — Л.: Наука, 1973. — 222 с.

(Иванов А. В., Мамкаев Ю. В.) Ivanov A. V., Mamkaev Y. V. Über die Struktur des Digestionsparenchyms bei Turbellaria Acoela. — Acta zool. fenn., 1977, Bd 154, S. 59—61.

Ливанов Н. А. Пограничные образования Polychaeta и общее морфологическое значение таких образований. — Тр. Общ. естествоисп. Казанск. ун-та, 1914, т. 46, вып. 2, 290 с.

Мамкаев Ю. В. Морфологическое многообразие как показатель примитивности группы. — В кн.: Науч. конф., посвященная 100-летию со дня рожд. акад. А. Н. Северцова: Тез. докл., М., 1966, с. 18—20.

Мамкаев Ю. В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий. — В кн.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1967, с. 44, с. 26—108.
Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола. — Ж. общ. биол., 1968, т. 29, № 1, с. 48—56.
Мамкаев Ю. В. Особенности гистологической и цитологической организации бескишечных турбеллярий. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 г. Зоол. инст. АН СССР: Тез. докл., Л., 1973, с. 18—19.
Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г Электронномикроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий. — В кн.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1979, с. 7—12.
Мамкаев Ю. В., Серавин Л. Н. Питание бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). — Зоол. ж., 1963, т. 42, № 2, с. 197—205.
Маркосова Т. Г Выявление кислой фосфатазы как метод исследования пищеварительной паренхимы бескишечных турбеллярий. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1973 г. Зоол. инст. АН СССР: Тез. докл., Л., 1974, с. 19—20.
Маркосова Т. Г Активность кислой фосфатазы в процессе пищеварения бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*. — Ж. эволюц. биохимии и физиол., 1976, т. 12, с. 183—184.
Мечников И. И. О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий. 1877. — В кн.: Мечников И. И. Акад. собр. соч., М., 1955, т. 1, с. 252—259.
Мечников И. И. Эмбриологические исследования медуз. Материалы к генеалогии первичных органов. 1886. — В кн.: Мечников И. И. Акад. собр. соч., М., 1955, т. 3, с. 172—292.
Сахаров Д. А. Генеалогия нейронов. — М.: Наука, 1974. — 183 с.
Светлов П. Г Памяти Владимира Николаевича Беклемишева (некролог). — Архив, анатомии, гистол. и эмбриол., 1963, т. 44, № 2, с. 120—125.
Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты). — М.: Мысль, 1974 — 229 с.
Crezée M., Tyler S. *Hesiolicium gen. n.* (Turbellaria, Acoela) and observations on its ultrastructure. — Zool. scr., 1976, vol. 5, N 5, p. 107—216.
Holt P. A., Mettrick D. F. Ultrastructural studies of the epidermis and gastrodermis of *Syndesmis franciscana* (Turbellaria: Rhabdocoela). — Can. J. Zool., 1975, vol. 53, N 5, p. 536—549.
Jennings J. B. Digestive physiology of the Turbellaria. — In: Biology of the Turbellaria. N. Y. etc., 1974, p. 173—197.
Jennings J. B. Patterns of nutritional physiology in free-living and symbiotic Turbellaria and their implications for the evolution of entoparasitism in the phylum Platyhelminthes. — Acta zool. fenn., 1977. Bd 154, S. 63—79.
Karling T G. Zur Morphologie und Systematik der Alloeocoela cumulata und Rhabdocoela lecithophora (Turbellaria). — Acta zool. fenn., 1940, Bd 26, S. 1—260.
Karling T. G. Zur Frage von dem systematischen Wert der Kategorien Archoophora und Neoophora (Turbellaria). — Comment. Biol. soc. sci. fenn., 1967, vol. 30, N 3, p. 1—11.
Karling T. G. On the anatomy and affinities of the turbellarian orders. — In: Biology of the Turbellaria. N. Y. etc., 1974, p. 1—16.
Kozloff E. N. Selection of food, feeding, and physical aspects of digestion in the acoel turbellarian *Otocelis luteola*. — Trans. Amer. Micr. Soc., 1972, vol. 91, N 4, p. 556—565.
Reisinger E. Anormogenetische und parasitogene Syncytienbildung bei Turbellarien. — Protoplasma, 1959, vol. 50, p. 627—643.
Reisinger E. *Xenoprorhynchus* ein Modellfall für progressiven Funktionals-Wechsel. — Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch., 1968, Bd 6, S. 1—55.
Steinböck O. Die Hofsteniiden (Turbellaria, Acoela). Gründsätzliches zur Evolution der Turbellarien. — Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch., 1966, Bd 4, Hf. 1—2, S. 58—195.
Sterrer W., Rieger R. Retronectidae — a new cosmopolitan marine family of Catenulida (Turbellaria). — In: Biology of the Turbellaria. N. Y., etc., 1974, p. 63—92.
Tyler S., Rieger R. Ultrastructural evidence for the systematic position on the Nemertodermatida (Turbellaria). — Acta zool. fenn., 1977, Bd 154, S. 193—207.
Westblad E. Die Turbellarien-Gattung *Nemertoderma* Steinböck. — Acta Soc. fauna et flora fenn., 1937, Bd 60, S. 45—89.
Westblad E. Studien über Skandinavische Turbellaria Acoela. V. — Ark. Zool., 1948, Bd 41 A, N 7, S. 1—82.
Westblad E. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora. — Ark. Zool., 1949, Bd 1 N 5, S. 43—57.

К ВОПРОСУ О ПРИРОДЕ МЕТАМЕРИИ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ

А. В. Иванов

К основным проблемам морфологии и эволюции ленточных червей, Cestoda, без сомнения относится вопрос о происхождении их метамерии. От его решения зависят не только трактовка организации и жизненного цикла цестод, но и понимание филогенетических отношений внутри класса. Однако в последние десятилетия этому вопросу уделялось поразительно мало внимания, несмотря на широкий размах исследований по ленточным червям. В советской зоологической литературе есть всего лишь одно, но очень интересное обсуждение этой темы, опубликованное почти 35 лет тому назад В. Н. Беклемишевым (1944). Позднее аналогичный анализ появился только в известной монографии Вёрдла и Мак Леода (Wardle a. Mc Leod, 1952), которые, как и Беклемишев, высказались в пользу полизойной концепции. Авторы современных сводок по цестодам (Спасский, 1951; Hyman, 1951; Joyeux et Baer, 1961; Шульц и Гвоздев, 1970 и др.) обошли этот вопрос молчанием. Поэтому утверждение, что «в последнее время берет перевес теория монозоичности цестод», которое мы находим в 6-м издании «Зоологии беспозвоночных» В. А. Догеля (1975, стр. 174), представляется совершенно голословным.

I. Метамерия, если ее понимать вслед за В. Н. Беклемишевым (1944) как любое повторение одинаковых частей или органов вдоль главной оси тела, у большинства плоских червей встречается лишь спорадически. Исключение составляют только Cestoda, для которых эта особенность чрезвычайно характерна. Если исключить из этого класса Gyrocotylida и Amphilinida (Быховский, 1937; Дубинина, 1974), то лишь представители отряда Caryophyllaeidea имеют нерасчлененное тело с одним набором половых органов. Как известно, метамерами цестод являются целые половые аппараты, поперечные комиссуры нервной и выделительной системы и разделяющие членики поперечные бороздки или перетяжки со связанными с ними образованиями.

Метамерию цестод Беклемишев определяет как гомономную, так как членики обычно различаются только размерами, возрастом и степенью развития и зрелости. Вблизи зоны роста лежат самые молодые членики с неразвитым половым аппаратом, по мере роста и созревания они отодвигаются назад вновь образующимися. Это дало повод А. А. Спасскому (1951) называть метамерию цестод гетерохронной.

У большинства ленточных червей зрелые членики отрываются (явление аполизиса). Фурман (Fuhrmann, 1928—32) разделяет цестод по судьбе и по степени самостоятельности члеников на следующие категории:

1. Гипераполизические формы. Членики отрываются в юном возрасте, когда они еще очень малы и содержат лишь зачатки половых органов. Затем они живут самостоятельно в кишке хозяина, растут и,

наконец, достигают половой зрелости и копулируют. Таковы многие Tetraphyllidea. Известный пример представляет *Trilocularia,* членики которой при отделении от стробилы имеют не более 0,46 мм, но вырастают потом до 12 мм, т. е. увеличиваются в 26 раз. На переднем конце взрослого членика формируется собственный прикрепительный аппарат, так называемый псевдосколекс (рис. 1).

2. Эуаполизические стробилы, свойственные многим Tetraphyllidea и Trypanorhyncha. Их членики отделяются, обладая уже почти зрелой половой системой, и заканчивают свое развитие в кишке хозяина.

3. Аполизические цестоды — весьма распространенная категория. У этих червей отделяются членики, уже переполненные созревшими яйцами. Таковы в основном Cyclophyllidea.

4. Псевдоаполизические формы имеют членики, заканчивающие свое развитие, не отрываясь от стробилы. Таковы Pseudophyllidea, например, лентецы — *Diphyllobothrium.*

5. Анаполизические ленточные черви, у которых членики не только не отрываются, но между ними даже нет границ, т. е. внешее расчленение стробилы отсутствует. Примером могут служить многие Pseudophyllidea — *Ligula, Triaenophorus* и др.

Итак, имеются различные степени подчинения члеников всему целому — стробиле. Есть формы с сильной интеграцией нерасчлененной стробилы, а также формы, легко распадающиеся на самостоятельно живующие членики. Есть также различные промежуточные состояния между первыми и вторыми.

Для объяснения природы метамерии цестод были предложены две концепции.

Стробилярная теория, называемая также полизойной, обоснованная еще в середине прошлого века Ван Бенеденом (Van Beneden, 1849), утверждает, что Cestoda обладают метагенезом. Бесполая особь, развившаяся из яйца (оозооид) представлена сколексом и шейкой. Размножаясь поперечным делением, она дает начало половым особям — членикам (бластозооидам). Стробила представляет собой колонию, в состав которой входят индивиды двух поколений. Стробила цестод, следовательно, сравнима с цепочкой особей некоторых турбеллярий (из отрядов Acoela, Macrostomida и Catenulida), размножающихся поперечным делением. К этой теории присоединились многие старые зоологи (Siebold, Leuckart, Gegenbaur, Perrier, Boas, Kükenthal, Lang), так же, как и ряд современных (Беклемишев, 1944; Wardle a. Mc Leod, 1952).

Метамерная или монозойная теория появилась в конце XIX в. (Goette, 1884) и тоже нашла выдающихся сторонников (Hatschek, Claus, Grobben, Benham, Spengel, Nybelin, Dollfus, Догель).

Эта концепция рассматривает организм ленточного червя как единую особь, а членики — как результат вторичного ее расчленения. Метамерия возникла якобы путем умножения (полимеризации) целых половых аппаратов и упорядочения их расположения. Чередование поколений и смена полового и бесполового размножений, следовательно, отвергается.

С точки зрения защитников стробилярной теории примитивно такое состояние, когда членики отрываются очень рано и долгое время живут самостоятельно, двигаются, растут и созревают (*Trilocularia, Phylobothrium* и др.). Соответственно более измененным состоянием, по этой концепции, должно быть то, в котором в силу вторичной интеграции всей стробилы членики утратили способность отрываться, что в конце концов привело к утрате внешнего расчленения, как у *Ligula* или *Triaenophorus.*

Сторонники метамерной теории, напротив, именно второй случай считают исходным, а раннее отделение и самостоятельное существование члеников рассматривают как вторичное состояние. Каждая тео-

рия подбирает, таким образом, для своего подтверждения подходящие факты, а в них нет недостатка. Очевидно, таким путем вопрос не может быть решен, и необходимо искать иные аргументы.

II. Вероятность метамерной теории была внимательно рассмотрена В. Н. Беклемишевым (1964), его соображения нелишне здесь привести.

Прежде всего спросим себя — могла ли метамерия ленточных червей возникнуть в результате упорядочения в расположении уже имеющихся в большом числе органов, как это имело место у некоторых турбеллярий, вроде *Procerodes lobata*? Если это предположить, то придется считать, что у предков цестод существовали многочисленные беспорядочно рассеянные половые аппараты, которые к тому же были очень сложны. Подобных примеров мы не знаем ни в одной группе животных, и сама возможность их существования очень мало вероятна. Действительно, сравнив организацию различных Plathelminthes, мы можем быть уверены, что предки цестод обладали только одним набором половых органов, как другие Cercomeromorpha. Естественно поэтому предположить развитие метамерии не путем упорядочения, а посредством метамерного умножения единственного в начале полового аппарата.

Однако стробиллярная теория тоже признает умножение половых систем, хотя для нее это не простое умножение, а более или менее подавленное деление. Представить себе простое умножение такого сложного аппарата, как половая система цестоды, крайне трудно. Гораздо проще понять его умножение на основе размножения путем деления — паратомии. Исходя из этих соображений, В. Н. Беклемишев предпочитает стробилярную теорию Ван Бенедена. Трудно с ним не согласиться.

Рассмотрим, однако, аргументы за и против обеих концепций.

III. Для обоснования метамерной теории приводилось много доводов.

1. Основной постулат теории — примитивность анаполизических, т. е. внешне нерасчлененных цестод — вызывает серьезные сомнения у большинства современных цестодологов. Отсутствие наружных границ между члениками, по их мнению, носит явно вторичный характер. Особенно убеждает в этом открытая еще в конце прошлого века (Lühe, 1898) рудиментарная членистость переднего конца стробилы у *Ligula*, которая обычно считается типичной нерасчлененной формой. Эти наблюдения были подтверждены М. Н. Дубининой (1966), обнаружившей такую же расчлененность и у других представителей ремнецов (рис. 2). Замечательно, что членики появляются в самом конце онтогенеза, когда цестода достигает половой зрелости в окончательном хозяине. Эта членистость совершенно несогласована с метамерией половых аппаратов, которые иногда (например, у *Ligula intestinalis* и *Digramma interrupta*) целиком расположены позади области расчленения. Подобное состояние стробилы могло возникнуть только при значительном вторичном нарушении корреляции между временем и местом закладки половых органов и члеников. Среди Diphyllobothriidae тоже известны хорошие примеры неполного расчленения стробилы, которое можно рассматривать только как стадии вторичного исчезновения членистости (Joyeux et Baer, 1961). Сомневаться теперь во вторичной природе анаполизических цестод не приходится.

2. Указывалось, что среди современных Pseudophyllidea, которые, судя по эмбриональному развитию, наиболее примитивны (Давыдов, 1914; Joyeux et Baer, 1961; Иванова-Казас, 1975), гиперапολизические формы отсутствуют и обычны анаполизические. В природе, однако, нет животных, примитивных во всех отношениях. Эмбриональное развитие Tetraphyllidea и Trypanorhyncha не изучено, хотя для некоторых из них отмечалась примитивная личинка корацидий. Не исключено происхо-

ждение этих цестод и Pseudophyllidea от общих предков, от которых каждый отряд мог унаследовать свой набор примитивных особенностей. Такие предки в некоторых отношениях могли быть похожи на современных Haplobothrioidea, сочетающих в себе признаки псевдофиллид и трипаноринх. Нельзя забывать также, что среди Pseudophyllidea есть немало и хорошо расчлененных форм, в том числе виды со сложной (двойной) метамерией.

3. Общеизвестно, что нередко в одном членике находится не одна, а несколько половых систем — 2,3 и даже 14. На первый взгляд эти

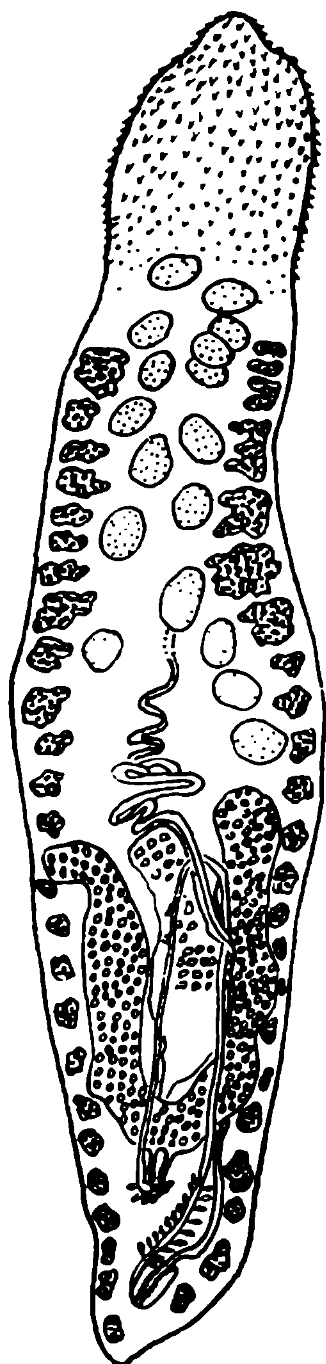


Рис. 1. *Trilocularia acanthiae-vulgaris*. Отделившийся, выросший и созревший членик. На переднем конце видны шипики псевдосколекса (по Joyeux et Baer).

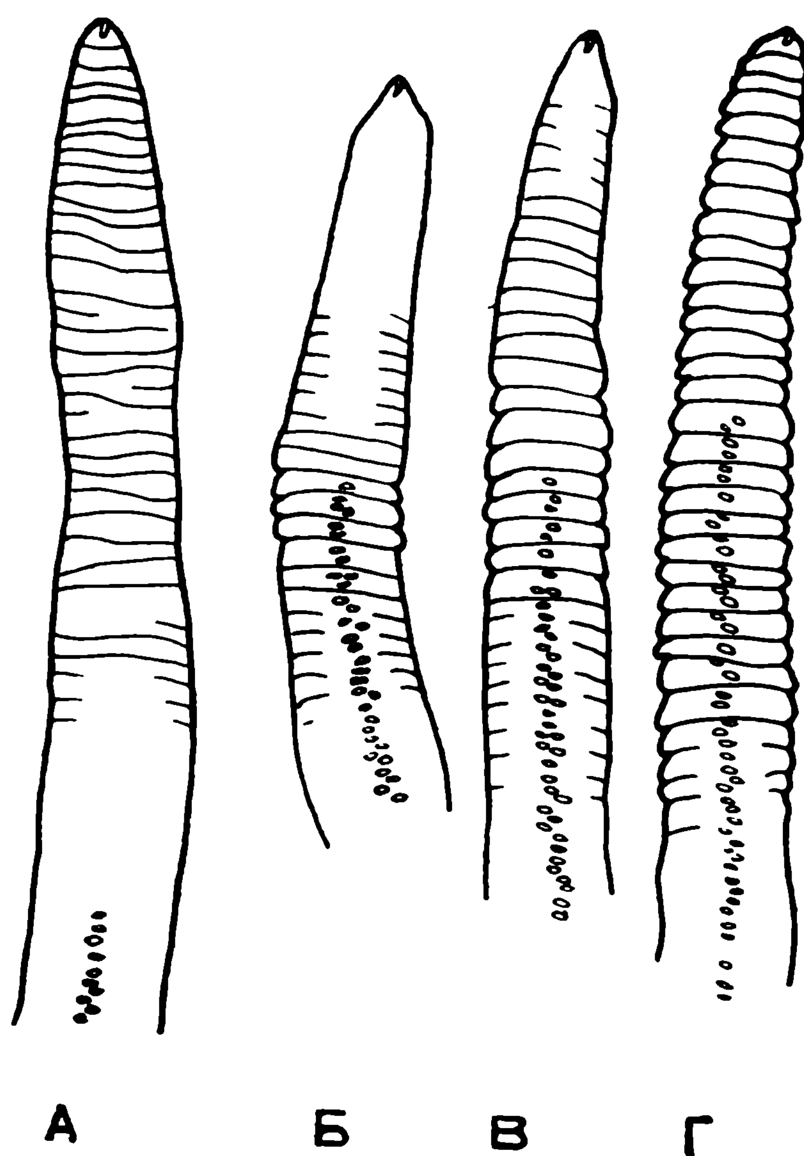


Рис. 2. *Ligulidae*. Передние концы.

А — *Ligula intestinalis*; Б—Г — последовательные стадии расчленения у *Ligula columbi*. Интересно одновременное образование члеников как сзади, так и спереди расчлененной области (по Дубининой).

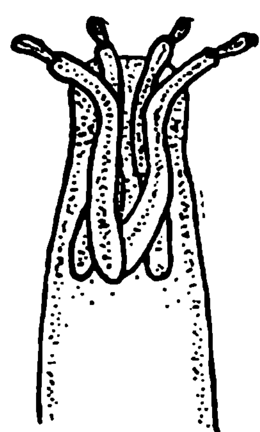


Рис. 3. *Haplobothrium globuliforme*. Сколекс первичной стробилы (по Cooper)

случаи представляют убедительное доказательство простого умножения половых аппаратов, в действительности же это не так. Из очень интересных наблюдений М. Н. Дубининой (1966) следует, что у таких цестод вторично нарушена корреляция между разграничением члеников и развитием половых зачатков. Границы между проглоттидами появляются с большим опозданием, в крайних случаях (как у *Avitellina*, по Спасскому, 1951) даже после созревания половых желез. Не всегда поэтому поперечные бороздки проходят между каждыми двумя соседними половыми зачатками, которые к тому же имеют тенденцию смещаться и располагаться теснее, что, как показала Дубинина, обусловлено продолжительной жизнью личинки в полости тела второго промежуточного хозяина. В результате образуются в сущности не истинные проглоттиды с несколькими половыми аппаратами, а комплексы слившихся члеников.

4. Указывается также, что членики лишены собственных нервной системы и протонефридиев, из чего заключается, что их нельзя рассматривать как полноценные индивиды. Это верно, но ничто,

однако, не препятствует видеть в них сильно недоразвитые особи с сильно подавленной индивидуальностью. Нервная система и протонефридии унаследованы от монозойных предков цестод и, естественно, сохраняются в том поколении, которое отличается более продолжительным существованием в кишке хозяина и обладает особенно активным питанием, обменом веществ и мощными органами прикрепления, требующими иннервации от нервных центров. В противоположность сколексу с шейкой, несущей зону роста, членики, как правило, не существуют самостоятельно длительное время и не нуждаются в специальной нервной и выделительной системе. Аналогичные упрощения индивидов целого поколения мы знаем у Hydrozoa. Отсутствие зонтика, органов чувств и нервной системы и других атрибутов свободноплавающих особей у гонофоров и споросаков не мешает нам гомологизировать их с медузами. Многочисленнные аналогии такого же рода можно найти и в организации зооидов сифонофор.

5. Наконец, защитники метамерной теории ссылаются на биологические преимущества увеличения половой продуктивности у паразитов со сложным жизненным циклом, но забывают при этом, что размножение особей дает такой же эффект.

VI. Имеется ряд мало известных фактов (старых и новых), подкрепляющих стробилярную теорию.

1. Так, у *Haplobothrium globuliformis,* единственного представителя примитивного отряда Haplobothrioidea, который раньше относился к Trypanorhyncha из-за 4 втяжных хоботков на сколексе (рис. 2, 3), молодая стробила сперва расчленяется на несколько удлиненных вторичных стробил. Потом каждая из них образует зону роста, из которой последовательно формируются членики — проглоттиды (рис. 4). Передний членик превращается в своеобразный сколекс с двумя присасывательными ямками. После этого вторичная стробила отрывается от первичной и переходит к самостоятельному существованию (Cooper, 1915).

Совершенно очевидно, что *Haplobothrium* отличается от остальных расчлененных цестод наличием двух бесполых поколений, одно из них — первичная стробила, развивающаяся из яйца, снабженная сколексом с 4 примитивными хоботками, второе — вторичные стробилы с особым двулучевым сколексом. Не успев еще отделиться от материнской особи, вторичные стробилы сами приступают к бесполому размножению поперечным делением и при этом испытывают дифференциацию переднего конца, превращающегося в сколекс. Перед нами настоящая паратомия, весьма сходная с таковой некоторых ресничных червей, но отличающаяся от нее наличием зон роста. В результате образуется линейная колония в виде цепочки особей, обладающая сложной (двойной) метамерией. В жизненном цикле *Haplobothrium* по-видимому очень полно сохранились особенности первобытных метамерных цестод.

2. У тетрафиллиды *Phyllobothrium dohrnii* был описан очень своеобразный способ образования члеников (Curtis, 1906). Сначала происходит, как обычно, пролиферация члеников на заднем конце шейки. Затем появляется новая область расчленения непосредственно позади сколекса, образующая новую серию члеников, которые однако формируются в порядке, обратном обычному так, что самые старые членики лежат впереди, а самые молодые — сзади (рис. 5). Пролиферация члеников продолжается одновременно на двух концах тела, причем передняя и задняя области расчленения постепенно сближаются, а нерасчлененный участок тела между ними сокращается вплоть до полного исчезновения. Первичная и вторичная стробилы смыкаются, и все тело оказывается расчлененным, в его состав входит не менее 400 «задних» и около 50 «передних» члеников. Далее не вполне созревшие членики отрываются по одному на заднем конце тела — сначала задние, потом

и все передние. Однако в то время, когда остается всего лишь несколько самых старых передних члеников, начинает формироваться новая шейная область. Она растет в длину, и на ней появляются новые области расчленения — сперва задняя, потом передняя. Неизвестно, насколько распространен этот удивительный способ стробиляции среди Tetraphyllidea. Трудно допустить, что он свойствен всего одному виду. Отметим прежде всего, что у *Phyllobothrium dohrnii* нет постоянных

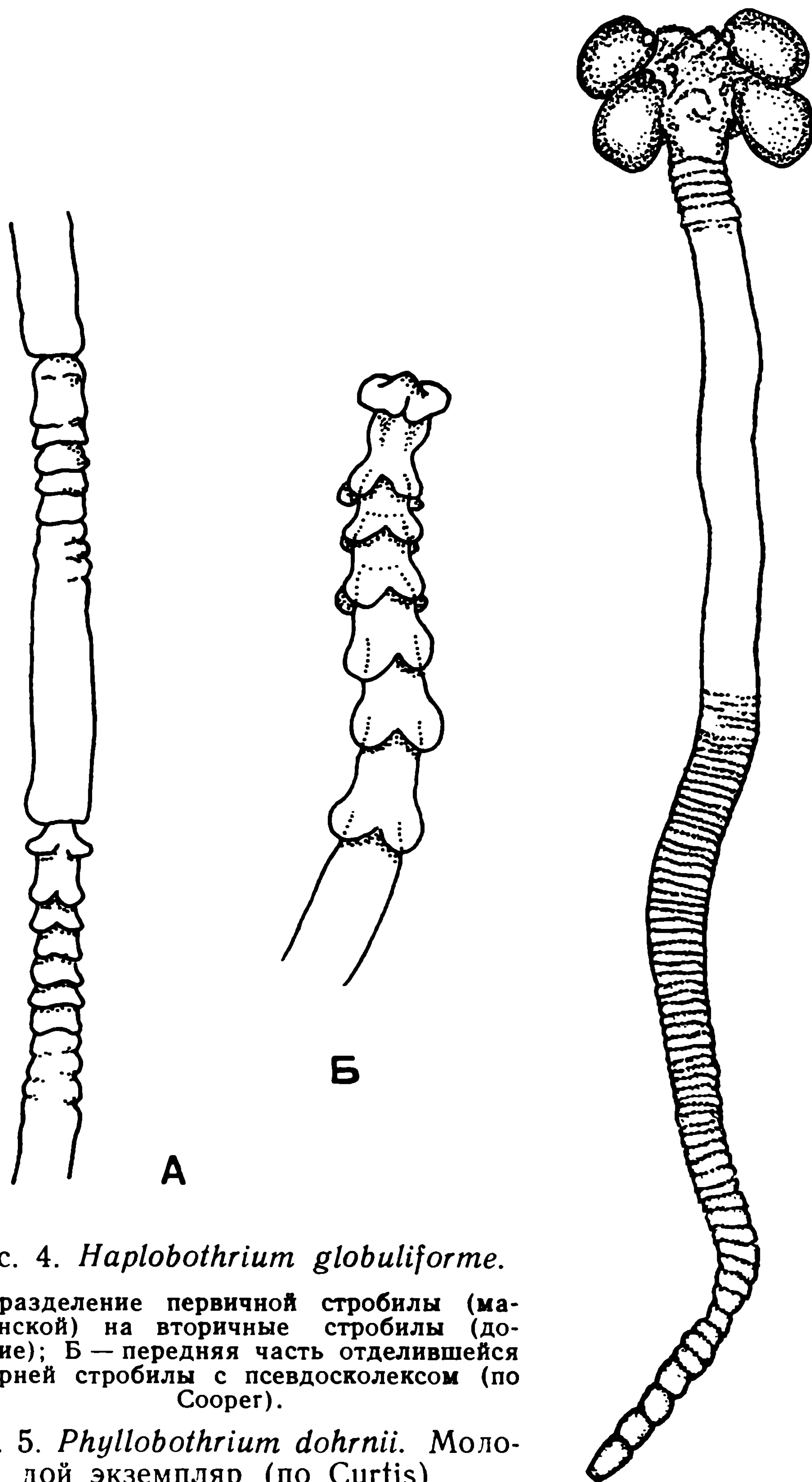


Рис. 4. *Haplobothrium globuliforme*.

А — разделение первичной стробилы (материнской) на вторичные стробилы (дочерние); Б — передняя часть отделившейся дочерней стробилы с псевдосколексом (по Cooper).

Рис. 5. *Phyllobothrium dohrnii*. Молодой экземпляр (по Curtis).

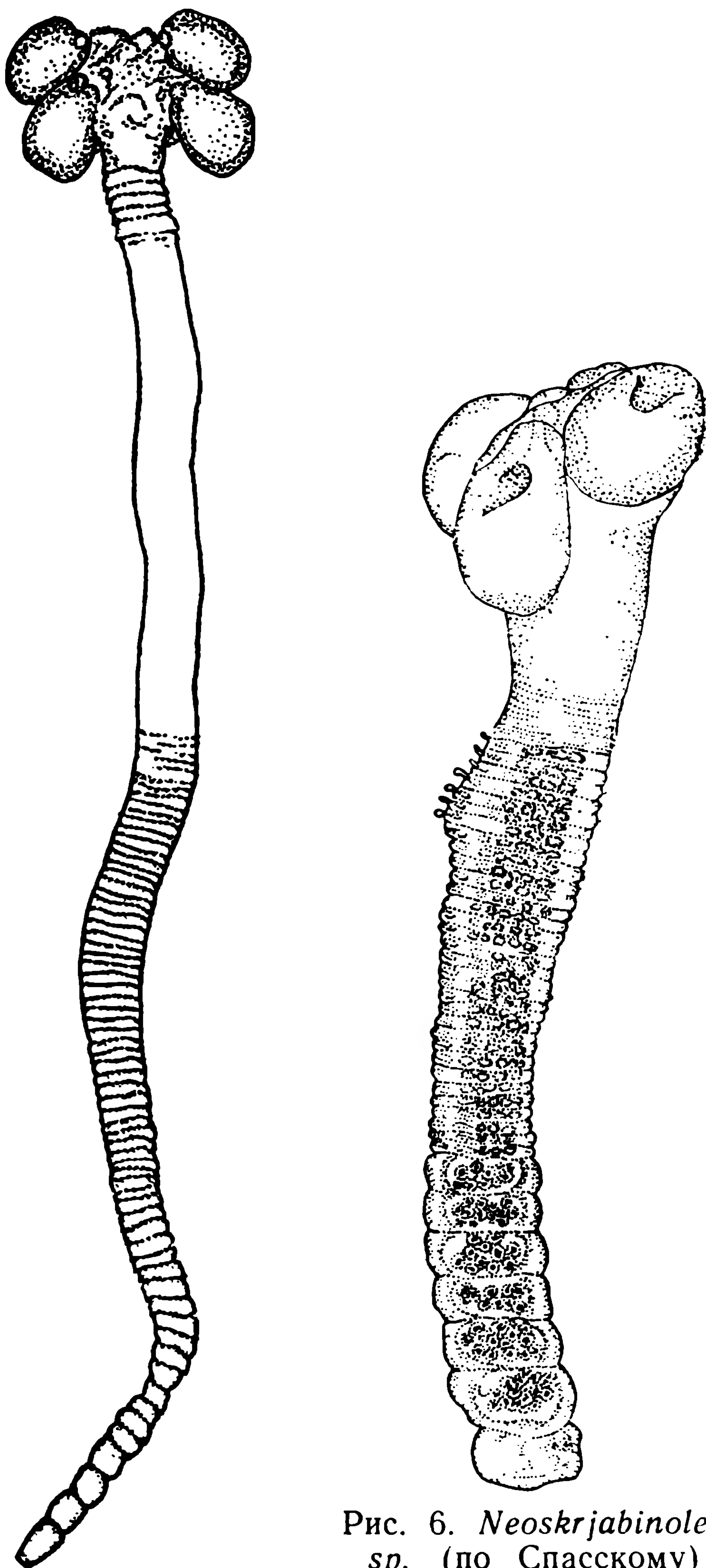


Рис. 6. *Neoskrjabinolepis sp.* (по Спасскому).

зон роста новых члеников, столь характерных для большинства цестод. Каждый вновь появляющийся членик у этой формы образуется на новом участке шейки, вследствие этого формирование члеников больше напоминает поперечное деление материнского тела при паратомии турбеллярий, чем пролиферацию в зоне роста.

Самое парадоксальное заключается в том, что полярность вторичной стробилы прямо противоположна полярности всей цестоды. Такие отношения между частью и целым, совершенно невозможные в пределах целостного индивида (каковым представляют себе цестоду сторонники метамерной теории), очень характерны для явлений почкования, поскольку тела дочерних особей (почки) обычно обладают физиологическим градиентом и главной осью, несовпадающими по направ-

лению с таковыми материнского организма. Для архитомии, паратомии и стробиляции эти отношения осей не типичны. Однако все же известен пока единственный пример «извращения» первичной полярности при размножении поперечным делением у одного гидроидного полипа из отряда Athecata (его родовое и видовое название осталось неизвестным). Этот полип образует маленькие колонии из 2 особей. Один из зооидов сильно удлиняется. К его средней части прилипает комочек субстрата, и это место приобретает свойства подошвы. Затем между старым аборальным полюсом и новым развиваются два венчика щупалец. В этот момент формирующиеся дочерние полипы связаны друг с другом своими оральными концами, т. е. их полярности имеют противоположное направление. Наконец, между их двумя венчиками происходит разрыв, и получаются 2 двучленные колонии (Hand a. Jones, 1957).

В отличие от *Haplobothrium*, рассмотренного выше, *Phyllobothrium dohrnii* обладает только двумя стробилами второго поколения, которые не отрываются каждая отдельно, а вторично объединяются в одной общей цепочке созревающих члеников. Биологическое значение инверсии полярности в передней стробиле непонятно, однако ее появление возможно понять только с точки зрения стробилярной теории.

3. Интересно, что у некоторых примитивных псевдофиллид тоже развиваются стробилы второго поколения, или дочерние стробилы. У исследованных в этом отношении видов *Diphyllobothrium* найдены две стробилы, а у *Eubothrium salvelini* даже три (Freeman, 1973). Однако задняя стробила, которую некоторые авторы называют первичной, отпадает и в состав тела взрослой цестоды не входит.

а) Так, у молодых червей D. dendriticum, паразитирующих в человеке, собаке и чайках, есть две зоны образования члеников — задняя и передняя. Сначала задняя зона продуцирует так называемые «первичные членики» (Kuhlow, 1953; Apcher a. Hopkins, 1958), принадлежащие задней (первой) стробиле второго поколения. Морфологически они не отличаются от примыкающих к ним спереди «вторичных» члеников, почкующихся несколько позднее от шейки и принадлежащих передней стробиле второго поколения. Затем задняя стробила отбрасывается.

б) У других видов этого рода задняя стробила более или менее рудиментарна и иногда внешне расчленена. У *Diphyllobothrium erinacei europei* она образуется еще на стадии плероцеркоида, и отбрасывается, когда он попадает в кишку окончательного хозяина (Joyeux et Baer, 1938). Поэтому молодая цестода представляет собой только переднюю стробилу второго поколения. Возникает вопрос — не такова ли природа и других современных псевдофиллид?

4. Что касается Cyclophyllidea, то по-видимому эволюция стробиляции протекала у них сходным, но независимым путем. Среди этих ленточных червей имеются формы как с несколькими стробилами второго поколения (например, *Idiogenes* и *Neoskrjabinolepis*), так и с двумя *(Dioecocestus)*.

Так у *Idiogenes nana* из кишки некоторых дроф сперва из зоны роста образуется расчлененная стробила первого поколения, которая после отпадения сколекса (с 4 присосками и хоботком), распадается на несколько дочерних стробил второго поколения, передний членик которых превращается в псевдосколекс (Joyeux et Baer, 1961).

У *Neoskrjabinolepis*, по наблюдениям А. А. Спасского (1951), членики закладываются сериями, а в каждой серии развиваются и созревают почти одновременно (рис. 6). Поэтому цестода имеет своеобразное «ступенчатое» строение. Задняя созревшая серия отделяется целиком, не распадаясь на членики, а затем матки ее члеников сливаются, образуя общую капсулу для яиц.

В этом случае имеется интересная аналогия с почкованием у сальп. На брюшном столоне оозооида почкуются многочисленные, линейно расположенные в виде цепочки половые особи — бластозооиды. Они тоже образуются сериями, или блоками, в пределах которых развиваются синхронно. Отделение бластозооидов также происходит сериями. Очевидно у *Neoskrjabinolepis* имеется почкование подобного же рода. Отделяющиеся серии члеников у этой цестоды естественно рассматривать как вторичные стробилы, состоящие из половых особей. Аналогия с сальпами тем глубже, что у последних имеется метагенез, и бесполый оозооид, аналогичный сколексу цестоды, отпочковывает половые особи — бластозооиды.

Примером циклофиллид с двумя стробилами второго поколения может служить *Dioecocestus asper,* обитающий в кишке поганок *Podiceps.* Развитие стробилы у этой раздельнополой цестоды было изучено недавно В. Йыгис (1978). Еще в промежуточном хозяине цистицеркоид превращается в заднюю стробилу, состоящую из множества члеников. В окончательном хозяине из передней зоны роста образуются не менее многочисленные, постепенно созревающие членики передней стробилы. После этого задняя стробила отпадает, так и не достигнув половой зрелости. В данном случае взрослая цестода представлена, как и у *Diphyllobothrium,* только передней стробилой второго поколения.

5. В пользу стробилярной концепции говорит еще одно важное соображение. Существует несомненная связь гипераполизических цестод с наиболее примитивными ганоидами. Известный палеонтолог Ромер (1939) считает, что все эти рыбы произошли в пресных водах. Их предками были вымершие формы, реликтом которых является современная ильная рыба *Amia calva* — окончательный хозяин *Haplobothrium.* Последний, таким образом, возможно близок к анцестральным Cestoda, от которых, по-видимому, взяли свое начало как Tetraphyllidea и Trypanorhyncha, так и Pseudophyllidea (Joyeux et Baer, 1961). Пресноводное происхождение рыб, правда, оспаривается многими зоологами, но, как бы то ни было, примитивные селяхии и низшие костистые рыбы появились примерно в одно время (в конце силура). В ветви четырехлучевых цестод интеграция стробилы мало продвинулась, зато хорошо дифференцировались органы прикрепления. В ветви двулучевых псевдофиллид у некторых форм стробила претерпела значительную интеграцию.

Все рассмотренные нами факты недвусмысленно говорят против метамерной теории и могут быть поняты лишь с позиций стробилярной концепции. Главные из них следующие:

1. Наличие у *Haplobothrium* паратомии, сходной с таковой примитивных турбеллярий, и ее остатков у некоторых Tetraphyllidea, Pseudophyllidea и Cyclophyllidea.

2. Продолжительное существование, рост, развитие и размножение самостоятельных члеников у гипераполизических форм.

3. Образование псевдосколекса у дочерних стробил и у члеников гипераполизических цестод.

4. Рудиментарная членистость на переднем конце взрослых Ligulidae, указывающая на вторичность аполизических форм.

5. Реверсия полярности передней стробилы у *Phyllobothrium dohrnii,* исключающая метамеризацию целостного организма.

6. Паразитирование гипераполизических цестод в наиболее примитивных рыбах.

Очевидно, метамерия ленточных червей возникла на почве множественного поперечного деления особей, но претерпела глубокие эволюционные изменения.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Сов. Наука, 1944. — 492 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Наука, 1964. — Т. I. Проморфология. 432 с.

Быховский Б. Е. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. — Изв. А НСССР Сер. биол., 1937, т. 4, с. 1353—1383.

Давыдов К. Н. Курс эмбриологии беспозвоночных. — Петербург — Киев: изд. Сотрудник, 1914. — 502 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 6-е изд., под ред. Ю. И. Полянского. — Москва: изд. Высш. шк., 1975. — 560 с.

Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. — М.; Л.: Наука, 1966. — 261 с.

Дубинина М. Н. Развитие *Amphilina folicacea* на всех фазах жизненного цикла и положение Amphilinidae в системе плоских червей. — В кн.: Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1974, т. 26, с. 9—38.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. — Новосибирск: Наука, 1975. — 372 с.

Йыгис В. Необычный тип развития цестод на примере раздельнополого вида *Dioecocestus asper* (Cyclophyllidae Acoeleidae). — Изв. АН Эст. ССР, 1978, т. 27, вып. 1, с. 31—37.

Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных. — М.; Л.: Гос. научн. тех. изд., 1939. — 415 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии, т. 1. Морфология систематика, филогения гельминтов. — М.: Наука, 1970. — 492 с.

Apcher D. M., Hopkins C. A. Studies on cestode metabolism. 3. Growth pattern of *Diphyllobothrium sp.* in a definitive host. — Exp. parasitol., 1958, vol. 7, p. 125—144.

Beneden P. J. van. Les helminthes Cestoides considérés sur le rapport de leurs métamorphoses, de leurs composition anatomique et de leurs classification. — Bull. Acad. roy. sci. Belg., 1849, t. 16, p. 269—282; t. 17, p. 102—108.

Cooper M. A. A new cestode from *Amia calva* L. — Trans. Can. inst., 1915, vol. 10, N 23, part 2, p. 81—119.

Curtis W. C. Formation of proglottids in *Crossobothrium*. — Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, vol. 11, N 4, p. 202—209.

Freeman R. S. Ontogeny of Cestodes and its beaving in their phylogeny and systematics. — In: Advances in Parasitology. London, 1973, vol. 11, p. 481—557.

Fuhrmann O. Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestodes. — In: Handb. Zoologie / W. Kükenthal und T. Krumbach. Berlin; Leipzig, 1928—1932, Bd 2, Lief. 2, S. 1—140.

Goette A. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tierre, Hf. 2. — Hamburg: s. n., 1884. — 215 S.

Hand C., Jones M. An example of reversal of polarity during asexual reproduction of a hydroid. — Biol. Bull. Mar. Biol., Lab., Woods Hole, 1957, vol. 112, p. 349—357.

Hyman L. H. The Invertebrates, vol. 2. Platyhelminthes and Rhynchocoela. The Acelomate Bilateria. — New York etc.: McGraw-Hill book company, 1951. — 550 p.

Joyeux C., Baer J. G. Sur quelques Cestodes de Galliformes. — Trav. Stat. zool. Wimereux, 1938, vol. 13, p. 369—389.

Joyeux C., Baer J. G. Classe des Cestodes-Cestodea Rudolphi. — In: Traité de Zoologie / P. Grasse etc. Paris, 1961, t. 4, fasc. 1, p. 317—560.

Kuhlow F. Über die Entwicklung und Anatomie von *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsch. — Z. Parasitenk., 1953, Bd 16, S. 1—35.

Lühe M. Die Gliederung von *Ligula*. — Centralbl. Bacteriol., Parasitenk. und Infectionskr., 1898, Abt. 1, Bd 23, S. 280—286.

Wardle R. A., Mc Leod J. A. The Zoology of tapeworms. — Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1952. — 780 p.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОГО АППАРАТА ЦЕСТОД

Е. А. Котикова

Разные авторы выделяют в пределах Cestoda от 9 до 11 отрядов. Одной из менее изученных систем органов цестод несомненно является нервная система, исследованием которой непростительно мало занимаются и морфологи и паразитологи (Furmann, 1931; Joyeux et Baer, 1961; Фрезе, 1965; Bullock a. Horridge, 1965). Возможность использования гистохимических методик для изучения нервного аппарата цестод, способствовала появлению новых морфологических работ (Rawson, 1957; Öhman-James, 1968; Smyth, 1969; Bonsdorff, Forssten, Gustafsson, Wikgren, 1971). В силу глубокой специализации этих животных, значительного морфологического разнообразия в строении сколексов и стробил можно ожидать и больших вариаций в их нервном аппарате.

Имеющиеся у нас материалы по нервному аппарату 22 представителей 6 отрядов цестод (Caryophyllaeoidea, Tetraphyllidea, Trypanorhyncha, Pseudophyllidea, Proteocephalidea и Cyclophyllidea) частично уже опубликованы (Котикова, 1971, 1976; Котикова и Куперман, 1977, 1978а, б; Котикова, 1978). Мне кажется, что для сравнительной анатомии большой интерес представляют работы по Pseudophyllidea. Однако ни в этих, ни в других работах особенности эволюции нервного аппарата в пределах всего класса не обсуждаются. Даже в известной сводке Баллока и Хорриджа огромное разнообразие нервной системы цестод осталось неотмеченным. В настоящей статье делается попытка изложить основные этапы эволюции нервного аппарата ленточных червей.

Начнем со сколексов. Для цестод, у которых нет четко обособленного сколекса (*Ligula, Schistocephalus*), характерно усиление передних отделов главных боковых продольных стволов, соединенных в апикальной части дорсальной и вентральной комиссурами. К передним утолщениям боковых стволов подходит 10—12 пар более тонких продольных тяжей. Однако у представителей рода *Proteocephalus*, у которых сколекс тоже нечетко отделен от шейки, главные продольные стволы, изгибаясь, проходят между дорсальными и вентральными присосками в центральной области головы, где соединяются двумя короткими комиссурами. Сюда же направляются еще 4 пары более тонких продольных стволов: дорсальные, вентральные и две пары сопровождающих, которые проходят рядом с главными боковыми.

У других цестод с хорошо отграниченными сколексами намечаются следующие этапы усложнения головного мозга:

1. Неоформленный мозг со слабо выраженными ганглиями имеет вид рыхлой ганглиозной массы неопределенной формы (*Caryophyllaeus, Acanthobothrium*).

2. Разрастание верхних отделов главных продольных нервных стволов (*Diphyllobothrium*).

3. Главные боковые нервные стволы раздваиваются в основании сколекса (*Bothrimonus*) или в его апикальной части (*Bothriocephalus*).

4. Кольцеобразный мозг (*Anthobotrium*, рис. 1, вклейка; *Eubothrium*, *Cyatocephalus*).

5. Отчетливо парный мозг с двумя ганглиями (*Tetrarhynchobotrium*, рис. 2, вклейка).

6. Хорошо развитый мозг с двумя парами ганглиев (*Taenia*, *Choanotaenia*, рис. 3).

Как правило, сколексы иннервируются 5 парами продольных нервных стволов. Так, у *Choanotaenia*, главные боковые начинаются непосредственно от мощных нижних ганглиев, а все остальные связаны с ганглиями различным образом; а именно, две пары сопровождающих стволов отходят от боковых ответвлений нижних ганглиев, тогда как дорсальные и вентральные соединены с ганглиями кольцевой комиссурой. В месте соединения стволов с комиссурой возникает незначительное ганглиозное скопление.

Однако, есть и исключения. Так, у *Cyatocephalus*, у которых сколекс имеет форму глубокой воронки, в ее апикальной части насчитывается до 22 пар продольных стволов. Таким образом, отсутствие четко обособленного сколекса *Schistocephalus*, с одной стороны, и необычная форма сколекса *Cyatocephalus*, с другой, повлекли за собой и соответственные изменения в анатомии их нервного аппарата.

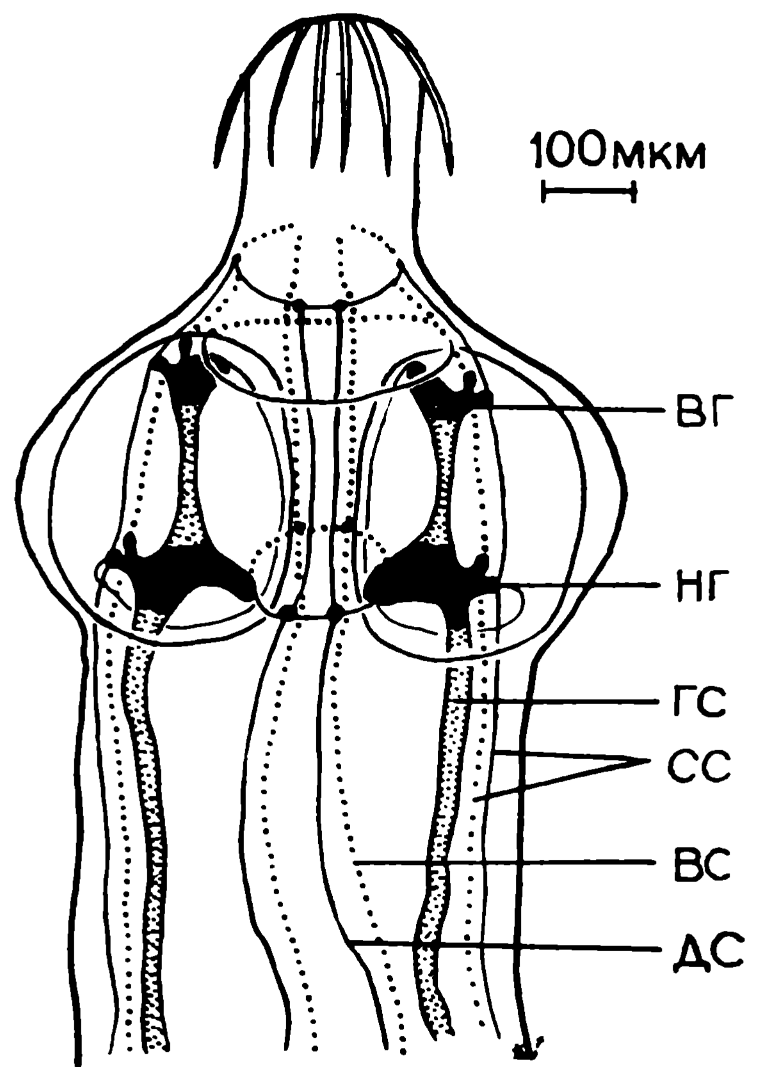


Рис. 3. Нервный аппарат сколекса *Choanotaenia porosa* с дорсальной стороны. Реакция на холинэстеразу.

вг — верхний ганглий; *вс* — вентральный нервный ствол; *гс* — главный нервный ствол; *дс* — дорсальный нервный ствол; *нг* — нижний ганглий; *сс* — сопровождающий нервный ствол.

На сколексах располагаются такие органы прикрепления, как крючья и ботридии, или присасывательные ямки. К мускулатуре крючьев, как правило, подходят нервы от мозговых ганглиев. Значительно сложнее обстоит дело с ботриями. Они иннервируются либо отдельными нервными волокнами (*Tetrarhynchobothrium*), либо имеют четко выраженные стволы и сетеобразный, мелкоячеистый нервный плексус (*Anthobothrium*, рис. 4, вклейка). Этот плексус, по всей видимости, есть результат вторичной специализации данной структуры для осуществления иннервации вновь образованного органа.

Большие вариации наблюдаются в числе продольных стволов. Так, у Pseudophyllidea имеется от 60 до 5 пар, у Trypanorhyncha от 30 до 5 пар, у Caryophyllaeoidea, Tetraphyllidea и Proteocephalidea 5 пар, а у Cyclophyllidea от 5 до 1 пары. Несмотря на столь значительные колебания, улавливается тенденция к установлению 5 пар во всех исследованных отрядах, вне зависимости от их систематического положения.

Кроме того, следует подчеркнуть несколько особенностей, свойственных, пожалуй, только ленточным червям. Так, у представителей одного рода при одинаковой ширине проглоттид 0,75 мм отмечается различное число продольных стволов, а именно, у *Eubothrium salvelini* и *E. vitte-*

vitellatus — 7, а у *E. crassum* — 9 пар. С другой стороны, у *Diphyllobothrium dendriticum,* собранного из разных хозяев, оказалась различная максимальная ширина стробил: у молодых, еще не расчлененных цестод из кишечника краснозобой гагары — до 1 мм, у половозрелых цестод из озерной чайки — 2,5, из собаки — 8,5, из медведя — 19 мм. Соответственно изменяется и число продольных нервных стволов: 10, 14, 28 и 60 пар. Вместе с тем и при одинаковой ширине стробилы у червей из разных хозяев число продольных стволов может быть различно. Например, в стробилах шириной 8,5 мм у паразитов из медведя насчитывается 55 пар стволов, а из собаки — всего 28.

В пределах Proteocephalidea имеет место постепенное погружение всех стволов, вплоть до границы кортикальной и медуллярной паренхимы (Фрезе, 1965). У представителей *Proteocephalus* продольные стволы залегают на том же уровне. Здесь же располагаются и все 7 пар стволов одного из представителей отряда Pseudophyllidea — *Triaenophorus nodulosus.* Всем другим псевдофиллидам свойственно погружение главных стволов в центральную паренхиму, нередко происходящее уже на стадии плероцеркоида *(Eubothrium* и *Diphyllobothrium).* И, наконец, у высших цестод Cyclophyllidea все продольные стволы залегают в поверхностных слоях центральной паренхимы.

Кольцевыми комиссурами продольные стволы членистых цестод связываются в единое целое. Как правило, в задней области каждой проглоттиды располагается одна комиссура, и лишь у Tetraphyllidea их число увеличивается до трех. Вполне возможно, что такие формы есть и в других отрядах. В передней части стробилы, там, где находится зона роста, мы видим, кроме основной комиссуры, зачатки 1—2 новых. Эти зачатки находятся на разных стадиях развития, причем задний из них наиболее развит. Особенно отчетливо была видна закладка новых кольцевых комиссур у *Eubothrium.* Лишь у Proteocephalidea отмечено отсутствие кольцевых комиссур, даже у видов с четким расчленением стробилы.

У ленточных червей мы выделяем три плексуса: один тонкий поверхностный (субэпителиальный) и два других, состоящих из более толстых волокон; а именно, субмускулярный (грубый) и внутренний (медуллярный). Все эти плексусы связаны между собой и образуют единую нервную сеть.

Внутренний нервный плексус, впервые описанный мною (Котикова, 1976), залегает в центральной паренхиме. Он связывает главные продольные стволы друг с другом и со стволами субмускулярного плексуса.

Субмускулярный нервный плексус лежит в толще кортикальной паренхимы. Он имеет вид ячеистой сети, образованной продольными нервными стволами и поперечными волокнами. В переднем отделе тела это — крупноячеистая сеть с четко выделяющимися продольными стволами. По направлению назад правильность в расположении стволов нарушается (за исключением главных боковых), а густота поперечных волокон возрастает. Первыми теряют четкость сопровождающие стволы, затем дорсальные и вентральные. На заднем конце тела плексус имеет вид мелкоячеистой сети. Одинаковые по мощности внутренний и субмускулярный плексусы отличаются расположением.

Самый тонкий поверхностный плексус лежит под покровами. Число нитей этого плексуса на единицу поверхности несколько больше, чем в субмускулярном плексусе. Особенно густой поверхностный плексус выделяется в задней области каждой проглоттиды.

Эти особенности нервной сети свойственны всем ленточным червям.

Менее изученным до сих пор остается вопрос развития нервной системы в онтогенезе. В последнее время начали появляться описания нервного аппарата у отдельных стадий развития, чаще всего у плеро-

церкоидов (Öhman-James, 1968; Bonsdorff, Foressten, Gustafsson, Wikgren, 1971). И, пожалуй, единственными остаются работы, сделанные нами на *Triaenophorus nodulosus* и *Eubothrium salvelini* (Котикова, Куперман, 1977; 1978а). Конечно данные, полученные на двух близкородственных видах, нельзя переносить на всех ленточных червей, но они дают нам возможность высказать первые предположения об исходном состоянии нервного аппарата цестод.

Уже на стадии процеркоида возникает нервная система ортогонального типа с тремя парами продольных стволов и поперечными комиссурами. Об этом же говорит и Райзингер (Reisinger, 1972). У плероцеркоида происходит увеличение числа стволов до 7 пар у *T nodulosus* (рис. 5, вклейка) и 13 пар у *E. salvelini.* И если у первого вида все стволы располагаются на одном уровне, на границе кортикальной и медуллярной паренхимы, то у второго главные боковые слегка погружены в центральную паренхиму. Однако в отличие от Райзингера мы предполагаем, что кольцевые комиссуры у них появляются только при наличии стробил, а не до стробиляции. Те поперечные комиссуры, которые мы видим у про- и плероцеркоидов — это лишь поперечные нити субмускулярного плексуса, тогда как кольцевые комиссуры — это более мощное образование, возникшее, правда, при разрастании именно такой поперечной нити плексуса. Кольцевая комиссура занимает уже другой, более высокий морфологический уровень.

Судя по личиночным стадиям развития, за исходное состояние нервного аппарата цестод можно принять хорошо развитый ортогон с тремя парами продольных нервных стволов. Действительно, поскольку это состояние свойственно ранним стадиям развития, его можно рассматривать как рекапитуляцию. Если это так, то естественно предположить, что и у предковых форм цестод существовало также 3 пары продольных нервных стволов. Это означает, что исходные формы относились скорее к далеко продвинутым в своем развитии турбелляриям со стабильным числом нервных стволов, а не к примитивным Acoela, для которых характерно чрезвычайное многообразие в строении нервного аппарата и большое количество нервных стволов (Мамкаев, Котикова, 1972). У бескишечных турбеллярий нет единой линии в эволюции нервного аппарата, ортогон развит слабо, а поперечные комиссуры только намечаются. В этой связи предположение Логачева (1971) о том, что ленточные черви произошли от Acoela, не находит подтверждения. Возможных предков цестод следует искать среди турбеллярий отряда Neorhabdocoela. Здесь не разбирается вопрос о том, какой отряд ленточных червей самый примитивный, тем более что по одной системе органов это сделать и невозможно. Несомненно одно: в группу примитивных цестод входят отряды Pseudophyllidea, Tetraphyllidea и Trypanorhyncha. И если у Pseudophyllidea и Trypanorhyncha описаны формы с большим числом стволов, а у Tetraphyllidea пока нет, это еще не значит, что таковые отсутствуют.

Процесс увеличения числа стволов у ленточных червей Райзингер объясняет фетализацией. Мы склонны предположить, что это естественный процесс полимеризации, возникающий как следствие сильного разрастания стробилы в длину и в ширину. Затем у представителей всех отрядов идет обратный процесс олигомеризации до 5 пар, а у Cyclophyllidea достигает максимума. В этом можно усмотреть направленную эволюцию.

Если вслед за А. В. Ивановым (см. настоящий сборник) считать, что стробила цестод представляет собой колонию, в состав которой входят индивиды двух поколений — бесполого и полового, то становится понятным слабое развитие мозговых ганглиев в сколексе, которые не обеспечивают интеграцию всех особей в единое целое. У этих животных возникают новые структуры, берущие на себя интеграцион-

ные функции: это мощные кольцевые комиссуры, расположенные в каждой проглоттиде, и дополнительные ганглиозные скопления на продольных нервных стволах, чаще всего на сопровождающих *(Bothriocephalus, Tetrarhynchobothrium)* или на главных *(Choanotaenia)*.

В. Н. Беклемишев (1964) отмечал пять последовательных ступеней усовершенствования нервного аппарата плоских червей. У цестод налицо первые четыре ступени, а рассмотрение пятой (усложнение внутренней архитектоники) не входило в нашу задачу. Это позволяет говорить о направленной и прогрессивной эволюции нервного аппарата этой группы паразитических червей.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Наука, 1964. — Т. 2. Органология. 446 с.

Котикова Е. А. Локализация холинэстераз у паразитических плоских червей. В кн.: Тр. Всесоюзн. ин-та гельминтологии им. К. И. Скрябина. М.: 1971, т. 17, с. 173—174.

Котикова Е. А. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата цестод отряда Pseudophyllidea — В кн.: Проблемы зоологии. Л., 1976, с. 50—52.

(Котикова Е. А.) Kotikova E. A. Comparative anatomical study of Cestode nervous apparatus. — In: Fourth International Congress of Parasitology: Short communications, section B. Warszawa, 1978, p. 41.

Котикова Е. А., Куперман Б. И. Развитие нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) в онтогенезе (Cestoidea, Pseudophyllidea). — Паразитол., 1977, т. 11, № 3, с. 252—259.

Котикова Е. А., Куперман Б. И. Анатомия нервного аппарата цестод семейств Amphicotylidae и Dyphyllobothriidae (Pseudophyllidea). — Паразитол., 1978а, т. 12, № 3, с. 210—217.

Котикова Е. А., Куперман Б. И. Новые данные о строении нервного аппарата цестод отряда Pseudophyllidae. — Биол. моря, 1978б, № 6, с. 41—46.

Логачев Е. Д. Положение цестод в системе. Класс или тип? — В кн.: Чтения памяти академика Е. Н. Павловского. Алма-Ата: Наука КазССР, 1971, с. 18—29.

Мамкаев Ю. В., Котикова Е. А. О морфологических особенностях нервного аппарата бескишечных турбеллярий. — Зоол. ж., 1972, т. 51, с. 477—489.

Фрезе В. И. Основы цестодологии, т. 5. Протеоцефаляты — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука, 1965. — 538 с.

Bonsdorff G. H., Forssten T., Gustafsson M. K. S., Wirkgren B. J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda). — Acta zool. fenn., 1971, vol. 132, p. 1—25.

Bullock T. H., Horridge G. A. Structure and function in the nervous system of Invertebrates. — San-Francisco; London: Freeman and Co., 1965. — Vol. 1. 798 p.

Furmann O. Cestoda Zweite Unterklasse der Cestoidea. — In: Handb. Zoologie / W. Kükenthal und T. Krumbach. Berlin; Leipzig, 1931, Bd 2, Lief. 2—3, S. 181—416.

Joyeux Ch., Baer J. G. Classe des Cestodes. — In: Traité de Zoologie / P. Grasse etc. Paris, 1961, t. 4, p. 347—560.

Öhman-James G. Histochemical studies of the cestode *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch., 1824. — Parasitology, 1968, vol. 30, p. 40—56.

Rawson D. The anatomy of *Eubothrium crassum* (Bloch) from the pyloric caeca and small intestine of *Salmo trutta* L. — J. Helminthol., 1957, vol. 31, N 3, p. 103—120.

Reisinger E. Die Evolution des Orthogons des Spiralien und das Archicölomatenproblem. — Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch., 1972, Bd 10, H. 1, S. 1—43.

Smyth J. D. The Physiology of Cestodes. — Edinburgh; San-Francisco: Oliver and Boyd, 1969. — 279 p.

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫХ ЧЕРВЕЙ

Б. И. Иоффе

В настоящее время большинством зоологов признается, что первичнополостные черви связаны в своем происхождении со Spiralia. В последние годы наши знания о развитии первичнополостных червей значительно расширились, однако вопросы их сравнительной эмбриологии не получили до сих пор однозначного решения. Поэтому попытка сравнительного анализа весьма специализированного развития Nemathelminthes могла бы быть полезна и для понимания филогении относимых к этому типу классов, и для решения некоторых теоретических вопросов сравнительной эмбриологии.

Многие авторы (Remane, 1932; Иванова-Казас, 1975) отмечали, что дробление коловраток и скребней весьма напоминает квартетное спиральное дробление. По мнению Зивинга (Siewing, 1969), только несоответствия в проморфологии мешают непосредственно связывать дробление коловраток со спиральным дроблением. Ниже мы постараемся показать, что и в проморфологическом отношении коловратки и скребни не отличаются сколько-нибудь существенно от низших Spiralia. Что касается гастротрих и нематод, то в литературе нет единого мнения о том, какая форма спирального дробления свойственна их предкам, каким путем шло ее преобразование. Ряд авторов (Siewing, 1969; Costello and Henley, 1976), признавая квартетное дробление исходной формой спирального дробления вообще, связывают на этом основании дробление первичнополостных червей с ним. Однако О. М. Иванова-Казас (1959, 1975) видит в развитии гастротрих следы дуэтного дробления, а В. В. Малахов (1975, 1976) считает дробление гастротрих и нематод сольными. Мы попытаемся доказать, что специализированное билатеральное дробление представителей этих групп могло возникнуть только из неспециализированного гомоквадрантного квартетного дробления, но на сравнительном материале, вне связи с вопросом о исходной форме спирального дробления, который отнюдь нельзя считать окончательно решенным.

Прежде, чем непосредственно обратиться к анализу развития первичнополостных червей, необходимо сделать ряд предварительных замечаний. Отметим, что дробление у Nemathelminthes крайне детерминированное, поэтому часто можно еще до начала дробления определить, как будут располагаться относительно вторичной оболочки яйца передний и задний концы, спинная и брюшная стороны достаточно сформированного зародыша. Однако еще Дженнингс (Jennings, 1897) отметил, что во время дробления зародыш коловраток может менять свое положение в яйцевой оболочке. В отношении оболочки мы будем говорить о спинной и брюшной поверхностях, переднем и заднем полюсах. Эти обозначения даны в соответствии с ориентацией достаточно сформированного зародыша. В отношении зародыша будем употреблять термины

«передний и задний концы», «спинная и брюшная стороны». Термины «анимальный и вегетативный полюсы», «анимально-вегетативная ось» будут употребляться только в отношении зародыша.

Для сравнительного анализа необходимо дать описание развития в единой системе обозначений. Наиболее удобной представляется несколько модифицированная система Андерсона (Anderson, 1969). До тех пор, пока можно установить соответствие между бластомерами описываемого эмбриогенеза и бластомерами при типичном спиральном дроблении, употребляются традиционные обозначения. Момент, начиная с которого такого соответствия установить уже нельзя, отмечается знаком дроби. После него сестринские бластомеры обозначаются цифрами 1 и 2 (если зародыш сохраняет радиальную симметрию) или буквами: *a* и *p* — передний и задний, *l* и *r* — левый и правый, *d* и *v* — дорсальный и вентральный.

В сравнительной эмбриологии важнейшее значение имеют критерии, по которым определяется сходство или различие между двумя процессами дробления, ибо именно они во многом предопределяют получаемые результаты. Ранее К. Н. Давыдов (1914) сделал попытку объяснить дробление нематод на основе квартетного спирального дробления, устанавливая соответствие между бластомерами аскариды и типичных Spiralia, в частности, между *C* и *2d*, *MSt* и *4d*. Эта гипотеза не получила поддержки, поскольку гомологичные бластомеры могут у Spiralia приобретать разное проспективное значение, а сходство в проспективном значении может наблюдаться и у негомологичных бластомеров. Так, у большинства Spiralia энтодермальный зачаток образуется из бластомеров всех четырех квадрантов, у Cirripedia — только из спинного квадранта *D*, у Cladocera и Copepoda — только из брюшного квадранта *B* (Weygoldt, 1963; Иванова-Казас, 1977а, б). Определенные зачатки, вопреки мнению В. В. Малахова (1976), не связаны и с определенным квартетом, дуэтом или соло: обычно у Spiralia энтодерма и энтомезодерма происходят от бластомеров *3A*—*3D*, но у немертины *Cerebratulus lacteus* уже бластомеры *2A*—*2D* не содержат материала эктодермы (Hörstadius, 1937). У коловраток энтодермальный зачаток образован бластомерами *2A*, *2B*, *2C*. Причина этих различий очевидна — она состоит в крайне характерной для Spiralia тенденции ко все более раннему обособлению зачатков и сокращению числа первично входящих в них (т. е. несестринских) клеток (см. Беклемишев, 1925). Следовательно, само по себе сходство в проспективном значении бластомеров не может служить надежным критерием соответствия между ними. Наиболее яркая черта спирального дробления — характерное взаиморасположение бластомеров, возникающее из-за наклона веретен или, реже, смещения бластомеров относительно друг друга. Этот признак был, вероятно, унаследован Spiralia от предков (Иванова-Казас, 1959). Однако спиральная укладка бластомеров исчезает у первичнополостных червей, многих ракообразных, зато при образовании шаровидных колоний некоторых Phytomonadina она прекрасно выражена. Такое расположение клеток делает зародыш более компактным, а, следовательно, и более устойчивым. Поэтому оно закрепилось не только у Spiralia и может исчезать, если развитие яйца проходит внутри плотной вторичной оболочки. Таким образом, и характер взаиморасположения бластомеров не всегда может служить надежным критерием сходства между двумя процессами дробления. Мы попытаемся указать некоторые более значимые признаки. Для краткости рассмотрим их только на примере квартетного дробления, но с соответствующими поправками они в полной мере относятся и к дуэтному.

При квартетном спиральном дроблении два первых деления, независимо от того, проходят ли борозды строго меридионально или под углом к анимально-вегетативной оси, дают сходные по проспективному

значению и взаиморасположению их потомков бластомеры (в пренебрежении гетероквадрантностью, если она выражена). Назовем такие деления проспективно-меридиональными (проспективно-равнозначными). Деления, в результате которых выделяются микромеры, проходят ли борозды в соответствии с правилами спирального дробления или строго экваториально, что иногда бывает, дают клетки с разным проспективным значением. Такие деления могут быть названы проспективно-экваториальными (проспективно-неравнозначными). Теперь отме-

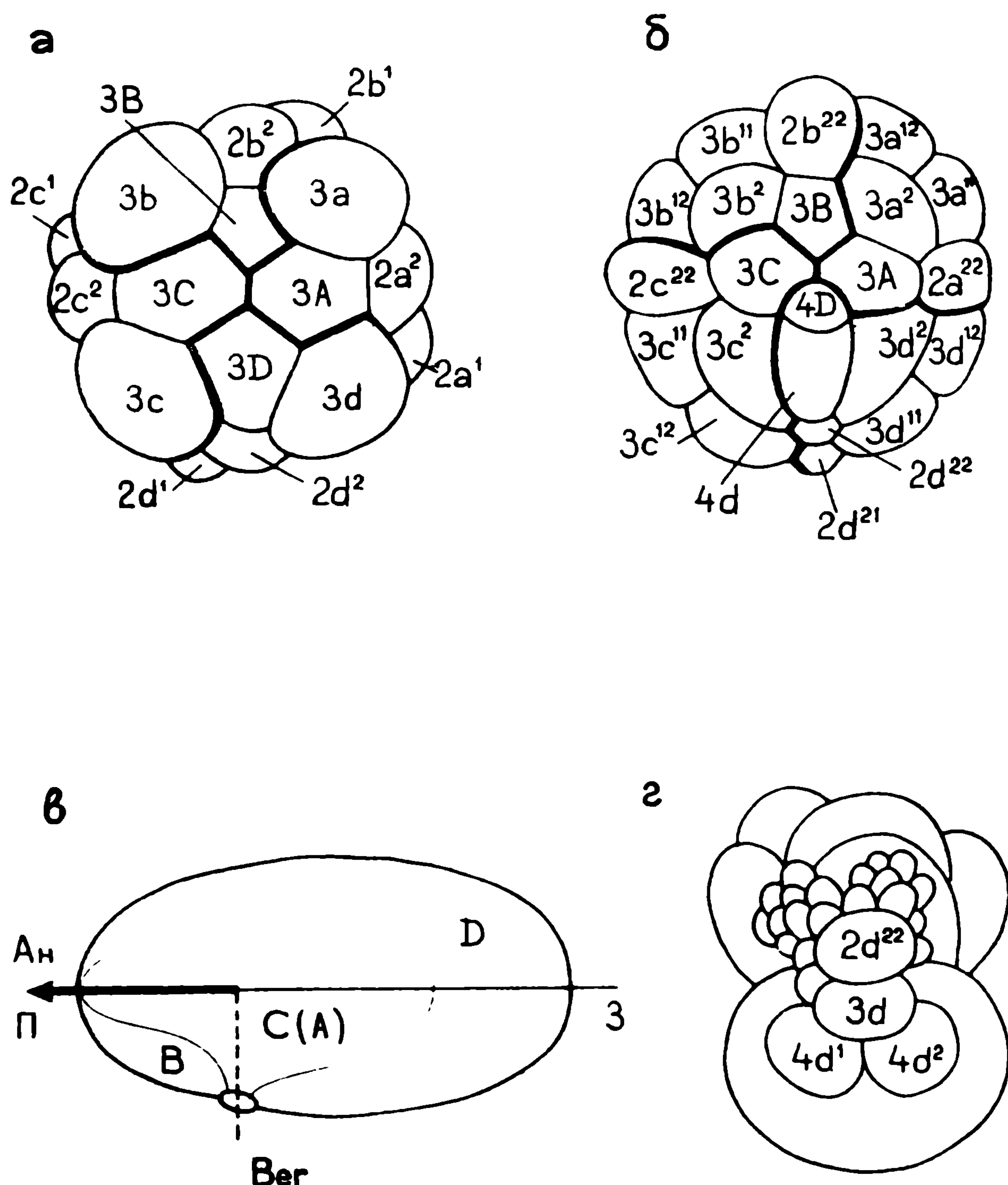


Рис. 1. Некоторые особенности проморфологии Spiralia и их эмбрионов.

а, б — зародыш *Ischnochiton* (по: Heath, 1898), жирными линиями обозначены границы между квадрантами, вид с вегетативного полюса; *в* — схема проморфологических отношений у Spiralia; *г* — зародыш *Rhinchelmis* (по Светлов, 1923). Ан — Вег — анимально-вегетативная, *П—З* — передне-задняя оси, *A(C), B, D* — производные соответствующих квадрантов в эктодерме животного.

тим некоторые важные черты спирального дробления, проявляющиеся тем сильнее, чем менее дробление специализировано:

1. Яйцо испытывает два (при квартетном дроблении) проспективно-меридиональных деления. Потомки каждой из четырех клеток образуют квадрант. Квадранты имеют тенденцию сохранять симметричное взаиморасположение относительно анимально-вегетативной оси до гаструляции, а в эктодерме — и после гаструляции. Радиальная симметрия относительно анимально-вегетативной оси сохраняется и при характерной для Spiralia клазиаксонии (рис. 1*а*—*в*).

2. Затем основной квартет испытывает подряд несколько (до 6) проспективно-экваториальных делений, в результате чего выделяются квартеты микромеров. Потомки микромеров каждого квартета имеют тенденцию располагаться вдоль анимально-вегетативной оси в соответствии с порядком отделения квартетов. В эктодерме зародыша эта тенденция сохраняется и после гаструляции, также и при клазиаксонии. В реальных зародышах это условие выполняется не слишком

строго (рис. 1,*а, б*), иначе конфигурация зародыша была бы слишком некомпактной. Так, у зародышей полихет и моллюсков потомки микромеров второго и третьего квартетов лежат приблизительно на одном уровне. Однако впоследствии оказывается, что, хотя производные обоих квартетов дают эктодерму нижнего полушария трохофоры, второй квартет, как правило, участвует в образовании прототроха (вторичные трохобласты), а третий — нет. Это позволяет утверждать, что второй квартет располагается в известном смысле «ближе» к анимальному полюсу.

3. Процесс выделения микромеров является одновременно и процессом обособления зачатков. В принципе, как уже упоминалось, даже материал зародышевых листков не связан у всех Spiralia с одними и теми же квартетами, но последовательность расположения зачатков вдоль анимально-вегетативной оси никогда не нарушается. Большинство авторов в настоящее время признает, что предкам Spiralia была свойственна монаксонная гетерополярная симметрия (Иванов, 1968), и можно думать, что приобретение упомянутых признаков связано с перенесением этой симметрии на более раннюю, вплоть до яйца, стадию.

Изложенное выше во многом близко к взглядам В. В. Малахова (1976). Отличие состоит в том, что мы считаем постоянным не проспективное, а проспективно-проморфологическое значение бластомеров, то есть расположение квартетов (дуэтов) и квадрантов относительно друг друга и анимально-вегетативной оси, порядок обособления и характер взаиморасположения основных зачатков. Основанные на этих особенностях признаки, безусловно, не универсальны, но они могут применяться для решения вопроса о связи между двумя формами дробления. В частности, и по этим признакам спиральное дробление принципиально отличается от процесса образования колоний у Phytomonadina (ср. Gerisch, 1959). Особенно удобен такой подход для определения исходной формы специализированных вариантов спирального дробления, которые должны различаться по характеру симметрии в расположении потомков первых бластомеров и номеру деления, с которого начинается серия проспективно-экваториальных делений.

В связи с таким подходом к анализу дробления крайне важно установить, как проходит в яйцах первичнополостных червей анимально-вегетативная ось. Признаки, по которым обычно определяют ее положение, не позволяют дать однозначный ответ, мнения разных авторов, особенно в отношении нематод и гастротрих, расходятся. Попробуем, однако, проанализировать, как вообще ориентирована анимально-вегетативная ось яйца у животных с удлиненными яйцами и полным дроблением. Данные такого рода есть в отношении Rotatoria, Acanthocephala, Ostracoda, Cirripedia, Rhyzocephala, Pogonophora. Для наших целей этот круг форм достаточно широк. В наиболее простом случае направление цитоплазматического градиента исходно совпадает с дорсовентральной осью оболочки яйца, полярные тельца выделяются у ее дорсальной поверхности, ось дробления также совпадает с дорсо-вентральной осью оболочки (рис. 2, А1—А2—А3). Однако часто направление цитоплазматического градиента совпадает сначала с продольной осью оболочки яйца. В дальнейшем яйцо, или уже ставший двуклеточным, зародыш совершают поворот внутри оболочки, в результате чего ось дробления не позднее, чем к началу второго деления, оказывается ориентированной также, как и в первом случае (рис. 2Б). Поворот этот часто хорошо заметен по вращению веретена или границы между бластомерами. Положение полярных телец при этом не согласуется с направлением цитоплазматического градиента и оси дробления, если они выделяются до поворота и не участвуют в нем (рис. 2Б1—Б2—Б3). Если же они принимают в нем участие или выделяются после него

(рис. 2 Б1—Б2—А2—А3 и Б1—А1—А2—А3), все три признака положения анимально-вегетативной оси согласуются между собой. Направление цитоплазматического градиента может отличаться от направления оси дробления, если более богатая желтком часть цитоплазмы как бы «отстает» во время поворота (рис. 2 Б1—Б4). Этот процесс хорошо заметен у *Lepas* (Bigelow, 1902). Естественно, что термин «поворот» лишь условно обозначает сложный процесс взаимоперемещения ооплазматических компонентов. Для краткости мы не приводим других примеров, но их легко найти в работах по развитию соответствующих групп (см. также Иванова-Казас, 1977 а, б, в; Siewing, 1969). Таким образом, ось дробления занимает одинаковое положение у самых разных форм, в то время как остальные признаки могут варьировать даже

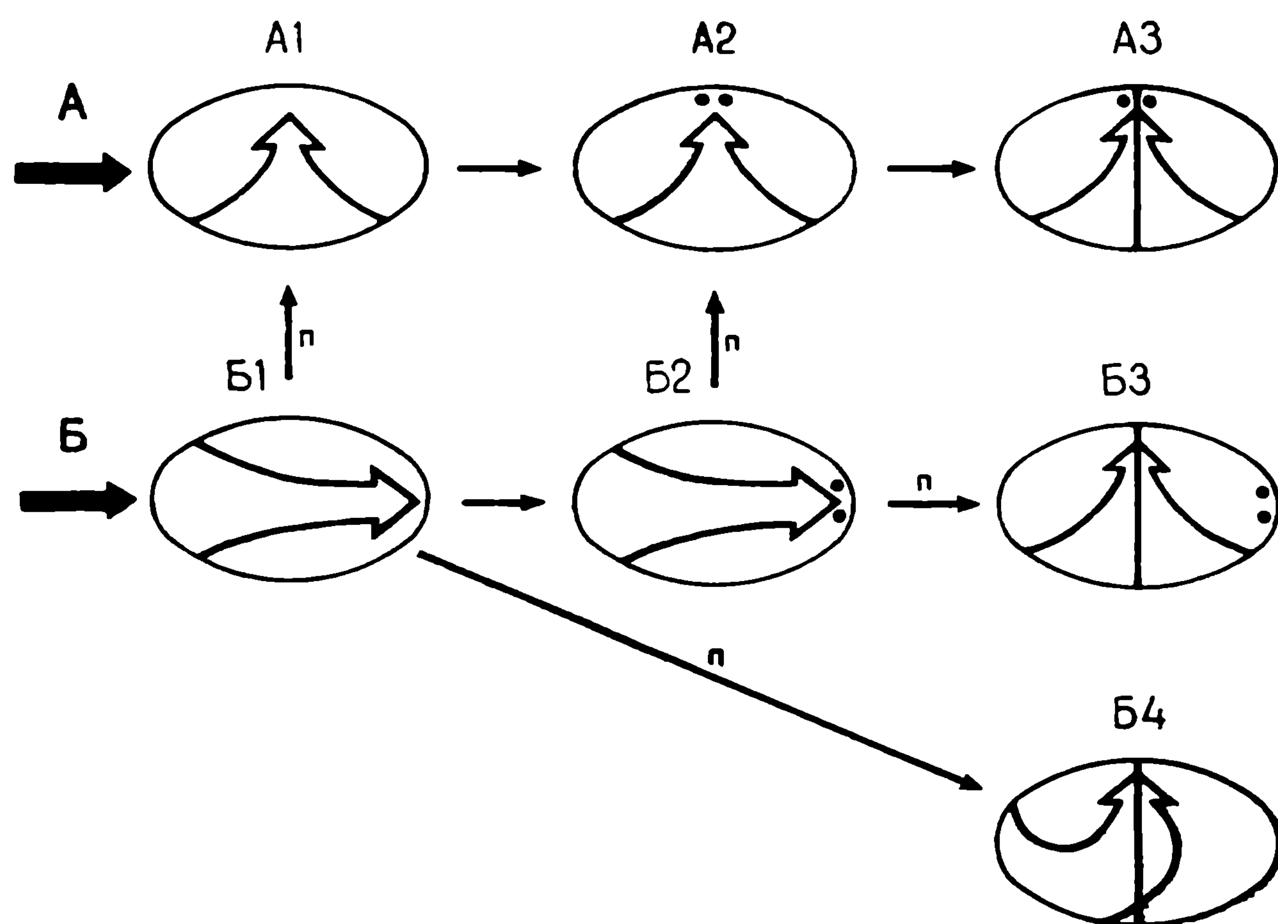


Рис. 2. Схема возникновения различий в месте выделения и расположении полярных телец и направлении цитоплазматического градиента у Spiralia с удлиненными яйцами.

Черные кружки — полярные тельца, широкая стрелка — направление цитоплазматического градиента, жирная линия — положение оси дробления, *п* — поворот зародыша внутри оболочки яйца.

в пределах семейства, несмотря на существенное сходство всего дальнейшего развития. Естественно, что именно ее положение следует признать окончательным критерием положения анимально-вегетативной оси. То, что анимально-вегетативная ось всегда перпендикулярна продольной оси оболочки яйца, явно не случайно, что уже отмечала О. М. Иванова-Казас в отношении погонофор. Вероятно, такая ее ориентация облегчает переход к характерной для взрослого животного клази- или плагиаксонии. Упомянутых выше фактов, безусловно, не достаточно для решения этой проблемы в целом. Однако они заставляют предполагать, что и у первичнополостных червей, относящихся к анализируемым в настоящей работе классам, анимально-вегетативная ось перпендикулярна продольной оси оболочки яйца. В отношении коловраток такое мнение, собственно говоря, почти общепринято (Jennings, 1897; Remane, 1932; Siewing, 1969; Иванова-Казас, 1975), в отношении нематод его высказывал, исходя из несколько иных соображений, Штрассен (Strassen, 1959). Ниже мы покажем, что строение зародышей характеризуется целым рядом черт, подтверждающих его и не допускающих возможности какой-либо другой трактовки.

Перейдем теперь к краткому обзору развития первичнополостных червей, начав с коловраток. Подробно к настоящему времени изучено только развитие амиктических яиц, но данные Заленского (Zalensky, 1872), Зелинки (Zelinka, 1892), Таннрейтера (Tannreuther, 1920) и Бо-

шана (Beauchamp, 1956) позволяют считать, что развитие яиц всех трех типов происходит одинаково.

Дробление проходит у всех изученных видов коловраток сходно. У видов рода Asplanchna анимально-вегетативная ось с самого начала

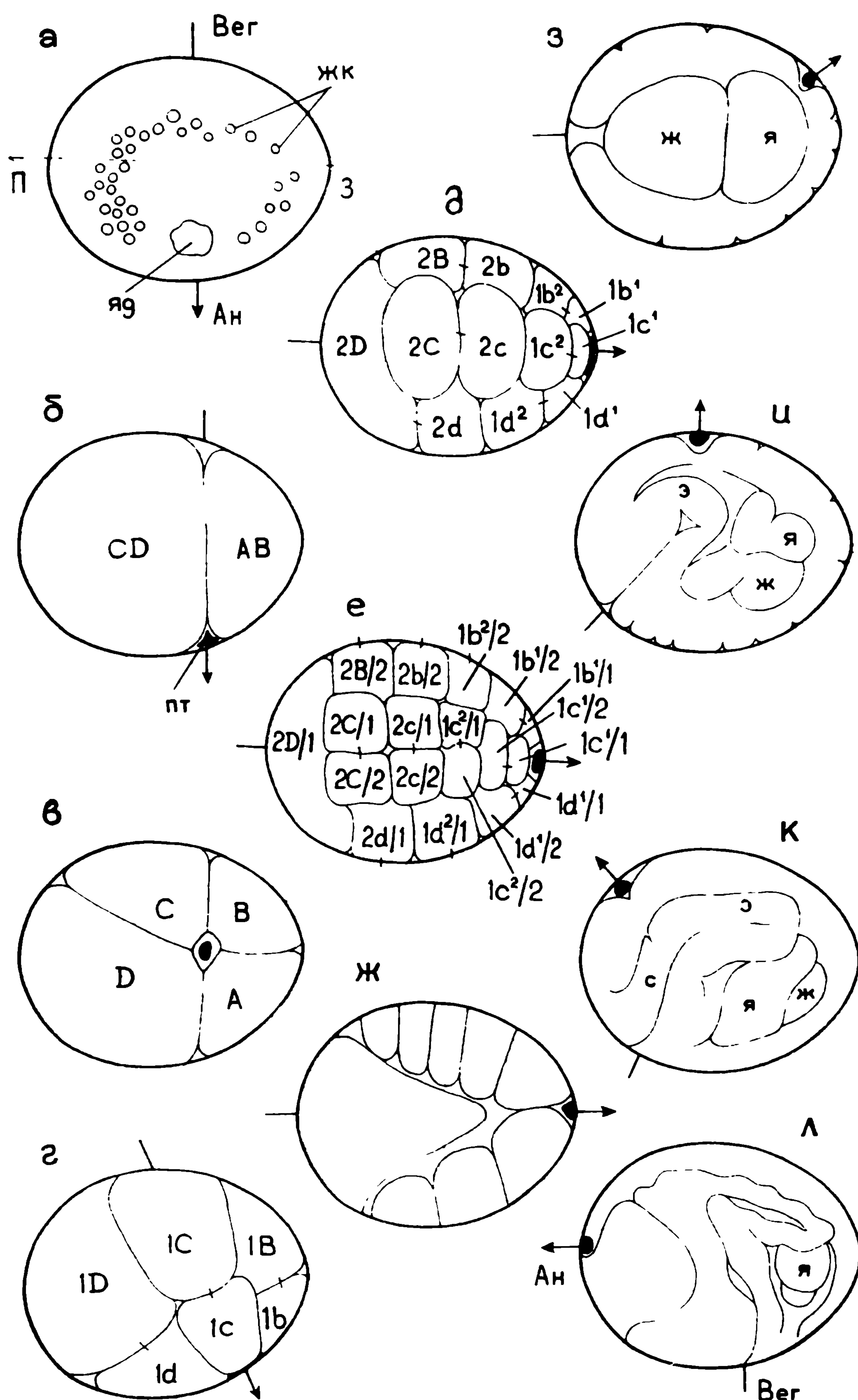


Рис. 3. Эмбриональное развитие коловраток (по Lechner, 1966, схематизировано).

а — яйцо; *б* — стадия 2-х, *в* — 4-х, *г* — 8-ми, *д* — 16-ти, *е* — 32-х бластомеров; *ж—л* — проморфологические преобразования; *в* — вид с анимального полюса, остальное — вид слева. *Ан* — *Вег* — анимально-вегетативная ось зародыша; *П—З* — передне-задняя ось оболочки яйца; *г* — зачаток церебрального ганглия; *ж* — желточника; *жк* — жировые капли; *пт* — полярное тельце; *с* — зачаток стомодеума, *э* — энтодермального кишечника, *я* — яичника; *яд* — ядро.

перпендикулярна продольной оси оболочки яйца, причем анимальный полюс располагается у ее вентральной поверхности. На это указывают положения ядра, полярного тельца и распределение желтка. Плоскости двух первых делений проходят через анимально-вегетативную ось (рис. 3*а*—*в*). Несмотря на различия в месте выделения полярных телец, у всех остальных видов четырехклеточный зародыш ориентирован отно-

сительно оболочки яйца таким же образом и имеет сходное строение. Три бластомера одинаковы, четвертый бластомер *D*, лежащий у переднего полюса оболочки, заметно крупнее. Третье и четвертое деления экваториальны, то есть плоскость деления перпендикулярна анимально-вегетативной оси (рис. 3 г, д). В результате образуется стадия 16 клеток, на которой зародыш состоит из четырех макромеров, четырех микромеров второго квартета и восьми клеток — потомков микромеров первого квартета. Клетки каждого квадранта образуют продольный ряд. Наличие в строении зародыша четко выраженных квадрантов и квартетов, характер обособления зачатков позволяют, несмотря на отсутствие поворотов веретен, отметить сходство дробления коловраток со спиральным дроблением. Бластомер 2*D* представляет собой зачаток половой мезодермы, остальные макромеры — энтодермальный, микромеры — эктодермальный зачаток. Начиная с пятого деления, сходства со спиральным дроблением уже не наблюдается. Отделения третьего квартета не происходит, бластомер 2*D* дает крупную клетку 2*D*/1 и маленький абортивный бластомер 2*D*/2, анимальные микромеры $1a^1$—$1d^1$ делятся экваториально, остальные макромеры и микромеры — меридионально (рис. 3 е). Одновременно начинается гаструляция. Половой зачаток погружается внутрь зародыша, его обрастают окружающие более мелкие клетки. Вслед за ним погружаются внутрь зародыша клетки 2*A*/2—2*C*/2. Погружение вслед за половым зачатком вегетативных клеток других квадрантов, в большинстве случаев хорошо заметных благодаря содержащимся в них гранулах желтка, отмечалось многими авторами (Переяславцева, 1884; Tessin, 1886; Zelinka, 1892; Jennings, 1897), а после появления недавних работ по развитию коловраток (Beauchamp, 1956; Pray, 1965; Lechner, 1966) вопрос о закладке кишки у них можно считать окончательно решенным.

Как уже отмечалось, не позднее, чем к началу второго деления, у всех изученных видов коловраток зародыш занимает такое положение, что его анимально-вегетативная ось перпендикулярна передне-задней оси яйцевой оболочки. К моменту окончания четвертого деления она совпадает с передне-задней осью оболочки, причем у переднего конца располагается вегетативный полюс. Производные квадранта *B* располагаются у спинной поверхности оболочки, производные квадранта *D* — у брюшной, квадрантов *A* и *C* — у боковых. В зависимости от того, как происходит второе деление в бластомере *CD*, правым (левым) может быть либо квадрант *C*, либо квадрант *A*, причем по этому признаку различаются даже виды одного рода *Asplanchna*. Изменение ориентации анимально-вегетативной оси происходит во время третьего-четвертого делений (рис. 3*б*—*е*). Так как на всех стадиях этого процесса зародыш сохраняет один и тот же план строения, изменений во взаиморасположении квартетов и квадрантов не происходит, мы должны признать его не проморфологическим преобразованием, а простым поворотом зародыша внутри оболочки яйца. Перед гаструляцией зародыш имеет почти полностью радиально-симметричное строение, нарушаемое лишь преобладанием квадранта *D*.

Собственно проморфологические преобразования, начинающиеся одновременно с гаструляцией, мы можем проследить только по данным Лехнера (Lechner, 1966). У *Asplanchna*, как это отмечали Дженнингс, Нахтвей и Лехнер, полярное тельце не изолировано от зародыша, а зажато между клетками его эктодермы. Благодаря этому, полярное тельце до тех пор, пока оно не исчезает, служит хорошим маркером материала анимального полюса. Уже во время погружения внутрь зародыша полового зачатка оно слегка сдвигается к дорсальной поверхности яйцевой оболочки. Во время погружения энтодермального зачатка материал анимального полюса располагается уже у середины спинной поверхности яйцевой оболочки. Лежащие перед ним эктодер-

мальные клетки несколько сдвигают бластопор назад вдоль брюшной поверхности оболочки яйца. Затем через бластопор внутрь зародыша впячивается материал зачатка глотки. Полярное тельце продолжает сдвигаться вперед, бластопор, превратившийся теперь в рот, — назад. Лехнер прямо указывает (стр. 166), что полярное тельце маркирует материал церебрального ганглия и мигрирует вместе с ним на передний конец зародыша. Материал анимального полюса оказывается точно на переднем полюсе оболочки яйца, рот — у середины ее брюшной поверхности (рис. 3ж—л). Работы других авторов не содержат данных, позволивших бы проследить проморфологические преобразования зародыша, но частичное подтверждение изложенных выше фактов можно найти и в них. Начальные этапы смещения полярного тельца отмечены и у других видов *Asplanchna* (Car, 1899; Jennings, 1897; Nachtwey, 1925), а нарастание «верхней» губы бластопора, вызывающее смещение рта назад вдоль вентральной поверхности оболочки яйца, наблюдалось всеми исследователями развития коловраток, начиная с С. М. Переяславцевой (1884).

Смещение анимального полюса вперед естественно объяснить усиленным размножением расположенных позади клеток, т. е. клеток квадранта *D*. Это хорошо согласуется с гетероквадрантностью развития коловраток. Далее, такое смещение подразумевает значительное сокращение протяженности эктодермы, образованной производными квадранта *B* на поверхности зародыша, прежде всего, по сравнению с квадрантом *D*. И действительно, у *A. girodi* потомки бластомера *2b* принимают участие в образовании кишки и желез, присоединяясь в отличие от потомков остальных клеток квартета, к энтодермальному зачатку. Из-за этого внутрь зародыша должна уходить бóльшая, по сравнению с другими квадрантами, часть материала квадранта *B*. Кроме того, значительная часть производных квадранта *B* оказывается внутри зародыша, образуя зачаток церебрального ганглия, в то время как материал квадранта *D* в его закладке скорей всего не участвует, что подтверждается и результатами опытов с умерщвлением бластомеров (см. Lechner, 1966, стр. 151).

Сам Лехнер трактовал проморфологию коловраток иначе. Сконцентрировав внимание на опытах с облучением бластомеров, он, вероятно, не учел, что в результате облучения нарушался процесс образования стомодеума или даже гаструляция. Соответствующие части зародыша не впячивались внутрь, как при нормальном развитии, а оказывались вывернутыми наружу. Естественно, что это препятствовало смещению вперед материала анимального полюса и производные бластомера *B* оказывались во «фронтальной и дорсальной» эктодерме. Исходя из этого, мы должны отказаться от высказанного Лехнером и вошедшим во все руководства мнения, что бластопоральная область превращается у коловраток в передний конец тела, а область анимального полюса — в задний, и что квадрант *B* является спинным, а *D* — брюшным. При нормальном развитии анимальный полюс становится передним концом животного, квадрант *D* дает эктодерму дорсальной стороны тела и посторальную часть вентральной эктодермы, а квадрант *B* — предротовую эктодерму вентральной стороны тела. Таким образом, и с проморфологической точки зрения коловратки не отличаются принципиальным образом от животных с типичным спиральным дроблением. Более того, проморфологические изменения в развитии коловраток представляют собой, пожалуй, наиболее яркий пример возникновения клазиаксонии (рис. 1 в) по схеме, предложенной для Spiralia О. М. Ивановой-Казас (1972).

Образование анального отверстия наиболее подробно описано Зелинкой (Zelinka, 1892). На относительно позднем этапе развития у зародыша позади рта образуется ∩-образная борозда, отграничивающая

зачаток ноги. Еще позднее на спинной стороне зародыша образуется впячивание, разветвляющееся затем на анальную и урогенитальную ветви. Тем самым нога отграничивается и с дорсальной стороны. Подчеркнем, что анальное отверстие образуется вне всякой связи с бластопором, значительно позже, чем рот, и сразу же на дорсальной стороне тела.

Отметим также, что коловращательный аппарат образуется у коловраток из парного вентрально расположенного зачатка (Tannreuther, 1920). Это свидетельствует об отсутствии гомологии между коловращательным аппаратом и прототрохом, закладка которого характеризуется, как известно, четырехлучевой симметрией. Поздняя закладка коловращательного аппарата заставляет считать, что у взрослой коловратки анимальному полюсу соответствует лишенное ресничек апикальное поле, на котором открываются протоки ретроцеребрального органа и субцеребральных желез, гомологичных (в смысле гомоплазии) железам, открывающимся на переднем конце тела многих турбеллярий.

Наиболее примитивный тип развития скребней был описан Мейером Meyer, 1928) у *Macracanthorthynchus (-Giganthorhynchus) gigas*. Полярное тельце выделяется у переднего полюса яйцевой оболочки, где и остается до тех пор, пока его можно обнаружить. Однако характер дробления не оставляет сомнений в том, что перед началом первого деления анимально-вегетативная ось яйца оказывается перпендикулярной продольной оси оболочки. Плоскость первого деления сначала совпадает с экваториальной плоскостью яйцевой оболочки, но затем зародыш поворачивается, так что между ними образуется острый угол (рис. 4*а, б*). Проспективное значение бластомеров у скребней пока не изучено, поэтому условно обозначим как *AB* бластомер, лежащий у переднего полюса оболочки яйца. Второе деление также меридионально (рис. 4*в*). Третье, четвертое и пятое деление экваториальны, плоскости деления перпендикулярны анимально-вегетативной оси (рис. 4*г—е*). Микромеры (кроме 1*d*) в делениях не участвуют, поэтому последовательно образуются стадии 8, 13, 17 и 34 бластомеров. Микромеры первого и второго квартетов значительно меньше макромеров. Отделение же третьего квартета микромеров происходит таким образом, что они значительно превосходят макромеры и оказываются самыми крупными клетками зародыша. Последнее, по мнению Мейера, может объясняться редукцией у скребней пищеварительной системы. Начиная с шестого деления дробление теряет сходство со спиральным: все клетки делятся более или менее меридионально (рис. 4*ж*). Все это время продолжается поворот зародыша внутри оболочки яйца. К моменту окончания шестого деления анимально-вегетативная ось зародыша составляет лишь небольшой угол с продольной осью яйцевой оболочки. У переднего полюса последней лежит вегетативный полюс зародыша. Далее дробление вообще теряет правильность, зародыш становится синцитиальным. Ядра макромеров погружаются внутрь и, по мнению Мейера, дают начало зачаткам гонад и лигамента.

У *Neoechinorhynchus rutili* до стадии 12 бластомеров дробление идет также, как и у описанного выше вида, но слияние клеток зародыша начинается уже после отделения второго квартета микромеров. Бластомеры 2*D* и 2*d*, самые крупные клетки зародыша, образуют отдельный синцитий — зачаток покровов личинки (Meyer, 1931). У видов с наиболее измененным развитием переход к синцитиальности осуществляется уже на стадии двух бластомеров.

Как отмечали многие авторы (Meyer, 1928; Siewing, 1969; Иванова-Казас, 1975), дробление скребней весьма сходно (в наименее видоизмененной форме) с дроблением коловраток и со спиральным дроблением благодаря правильному поквартетному расположению бластоме-

ров. То, что у *Macracanthorhynchus* и *Neoechinorhynchus* микромеры до гаструляции не принимают участия в дроблении — черта, безусловно, вторичная. Сходство с типичным спиральным дроблением еще сильнее подчеркивается тем, что у скребней отделяется до трех квартетов микромеров. И у скребней, и у коловраток анимально-вегетативная ось сначала перпендикулярна продольной оси яйцевой оболочки, а перед гаструляцией — совпадает с ней, но противоположна по направлению.

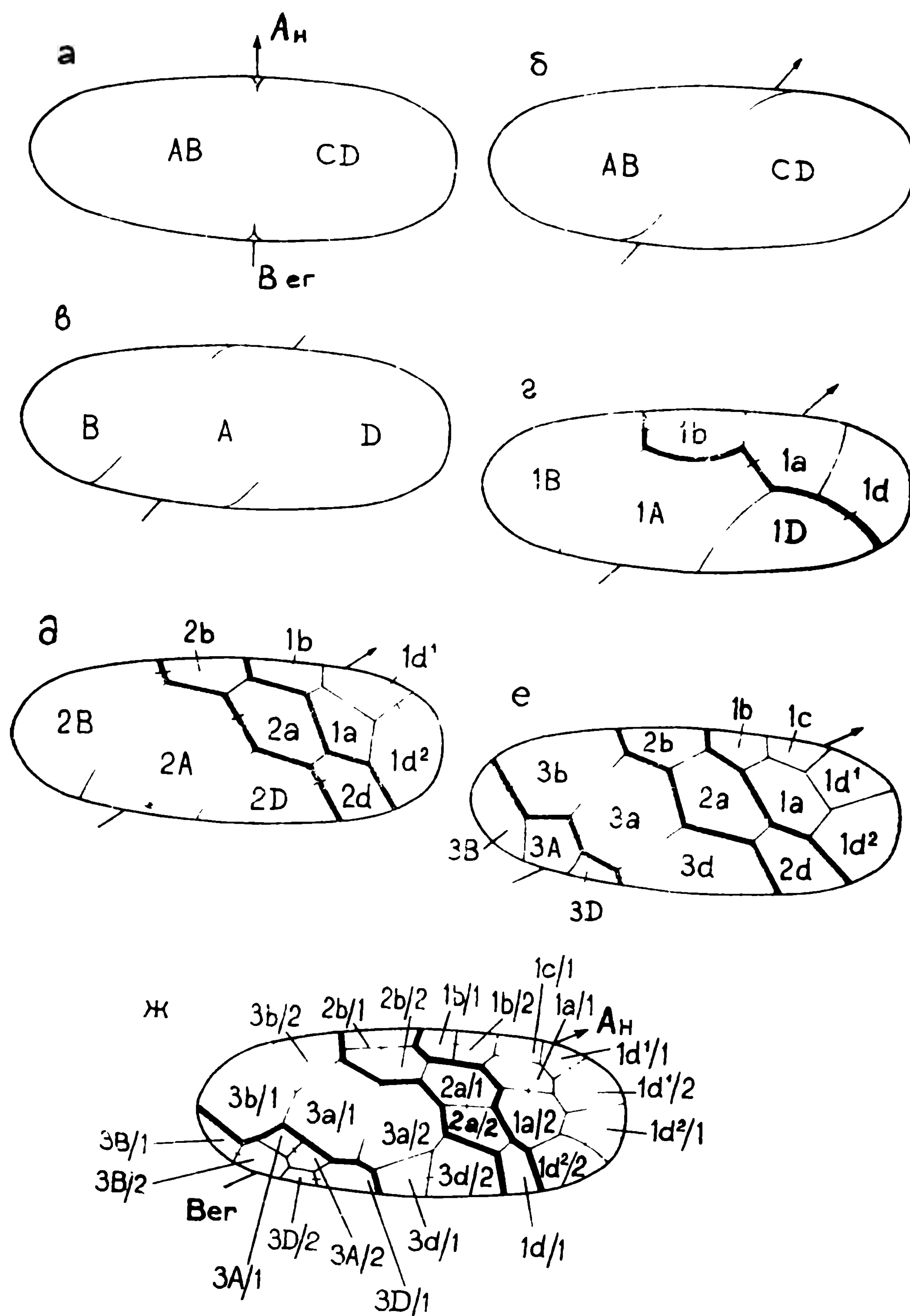


Рис. 4. Дробление Macracanthorhynchus (по Meyer, 1928).

а, б — стадия 2-х, *в* — 4-х, *г* — 8-ми, *д* — 13-ти, *е* — 17-ти, *ж* — 34-х бластомеров; вид сбоку, со стороны квадранта *А*, передний полюс оболочки яйца слева. *Ан* — *Вег* — анимально-вегетативная ось, жирными линиями выделены границы квартетов.

Изменение положения анимально-вегетативной оси осуществляется за счет поворота зародыша внутри оболочки яйца, который представляется нам специфической чертой сходства в развитии обеих групп.

Проспективное значение бластомеров не изучено, и неизвестно, какой из бластомеров четырехклеточной стадии является спинным и должен быть обозначен как *D*. У *Neoechinorhynchus* в эктодерме преобладают производные заднего бластомера, и это дает основания предполагать, что именно он соответствует бластомеру *D* коловраток. Соответственно, нам приходится предполагать, что яйцо и четырехклеточный зародыш ориентированы у скребней относительно оболочки яйца не совсем так, как у коловраток, и что предшествующий гаструляции

поворот совершается в противоположную сторону (ср. рис. 3 и 4). Если верно альтернативное предположение и бластомеру *D* коловраток соответствует передний бластомер четырехклеточной стадии скребней, то это различие также отпадает. Для наших рассуждений даже не слишком важно, какая из гипотез соответствует истине, так как в обоих случаях общий характер изменений положения зародыша относительно оболочки яйца остается совершенно сходным, а ориентация его перед началом проморфологических преобразований — одинаковой.

О проморфологии скребней мы можем судить только по сравнительно-анатомическим данным. Гаффнер (Haffner, 1950) на основании подробного сравнительно-анатомического анализа пришел к заключению, что Acanthocephala и Rotatoria чрезвычайно близки по строению. Он отметил, что принятое и до сих пор мнение о том, какую сторону взрослого скребня следует считать брюшной, ничем не обосновано. Более того, при традиционном рассмотрении церебральный ганглий скребней — отвечающий скорее всего, как и мозг коловраток, эндону (Беклемешев, 1964) — оказывается у ряда скребней приближенным к вентральной стороне влагалища хоботка. Если рассматривать «мозговую» сторону скребней как дорсальную, обнаруживается поразительное единство плана строения, выражающееся в совершенно одинаковом для обеих групп взаиморасположении мозгового ганглия, половой, выделительной и пищеварительной систем. Рудиментом последней является у скребней лигаментный шнур. Отметим кстати, что редукция кишечника и превращение его в лигамент, фиксирующий положение семенников, наблюдаются у самцов многих коловраток. Гаффнер указывает также на многочисленные гомологии в расположении отдельных органов, в том числе, что особенно важно, гомологию чувствительных органов на конце хоботка скребней и апикальном поле коловраток. Единственное положение, с которым нельзя согласиться — это предположение о том, что влагалище хоботка является гомологом глотки. Связь между хоботком и лигаментом, изученная самим Гаффнером (Haffner, 1942), носит явно вторичный характер. За последние годы доводы этого автора были подтверждены обнаружением существенного сходства в тонком строении покровов (см. Вельш и Шторх, 1976), которое вряд ли могло возникнуть независимо у питающихся через покровы паразитов-скребней и свободноживущих коловраток. Возможно, что у коловраток есть и гомологи мешков лигамента (Remane, 1963). Таким образом, передний конец тела скребней гомологичен переднему концу коловраток и, следовательно, представляет собой дериват анимального полюса. Урогенитальное отверстие гомологично клоакальному отверстию коловраток; следовательно, гомолог бластопара следует искать на вентральной стороне тела скребней. Сходство в плане строения на стадии гаструлы и у взрослого животного дает все основания считать, что для скребней характерна или, по крайней мере, была характерна исходно та же клазиаксония, что и для коловраток, возникавшая в онтогенезе по той же схеме.

Среди Gastrotricha Chaetonotoidea Бошаном (Beauchamp, 1929) изучено развитие *Neogossea antennigera*, а Саксом (Sacks, 1955) — *Lepidodermella squamata*. Развитие обоих видов сходно. Плоскости двух первых делений проходят через дорсо-вентральную ось оболочки яйца, которая, как указано выше, совпадает с анимально-вегетативной осью. Четыре бластомера лежат в одной плоскости.

У Neogossea третье деление экваториально (рис. 5*а, б*), выделяется первый квартет микромеров. Четвертое деление должно приводить к отделению второго квартета микромеров. Если бы квартеты располагались друг над другом так, как при отделении первого квартета, зародыш сильно удлинился бы вдоль анимально-вегетативной оси, форма его перестала бы соответствовать форме яйцевой оболочки. Та-

кая ситуация возникает во всех случаях, когда ось дробления перпендикулярна продольной оси оболочки яйца. Существует несколько способов ее разрешения. Если микромеры первых квартетов по размерам существенно меньше макромеров, то микромеры и их потомки лежат на макромерах фактически в один слой. Форма зародыша в целом при этом мало меняется. Так обстоит дело, например, у усоногого рака Ibla. У скребней и коловраток, как было показано выше, зародыш по мере удлинения поворачивается внутри оболочки. Наконец, у гастротрих и нематод, а также и у некоторых ракообразных, изменяется геометрия четвертого деления. Хотя у Neogossea все клетки делятся в продольном направлении, дальнейшая судьба образовавшихся бластомеров позволяет совершенно уверенно говорить о выделении второго квартета микромеров. Зародыш сплющивается в передне-заднем и боковом направлениях, приобретая первые признаки билатеральной симметрии, но характерный для квартетного спирального дробления план строения его в целом остается пока неизменным (рис. 5 *в*).

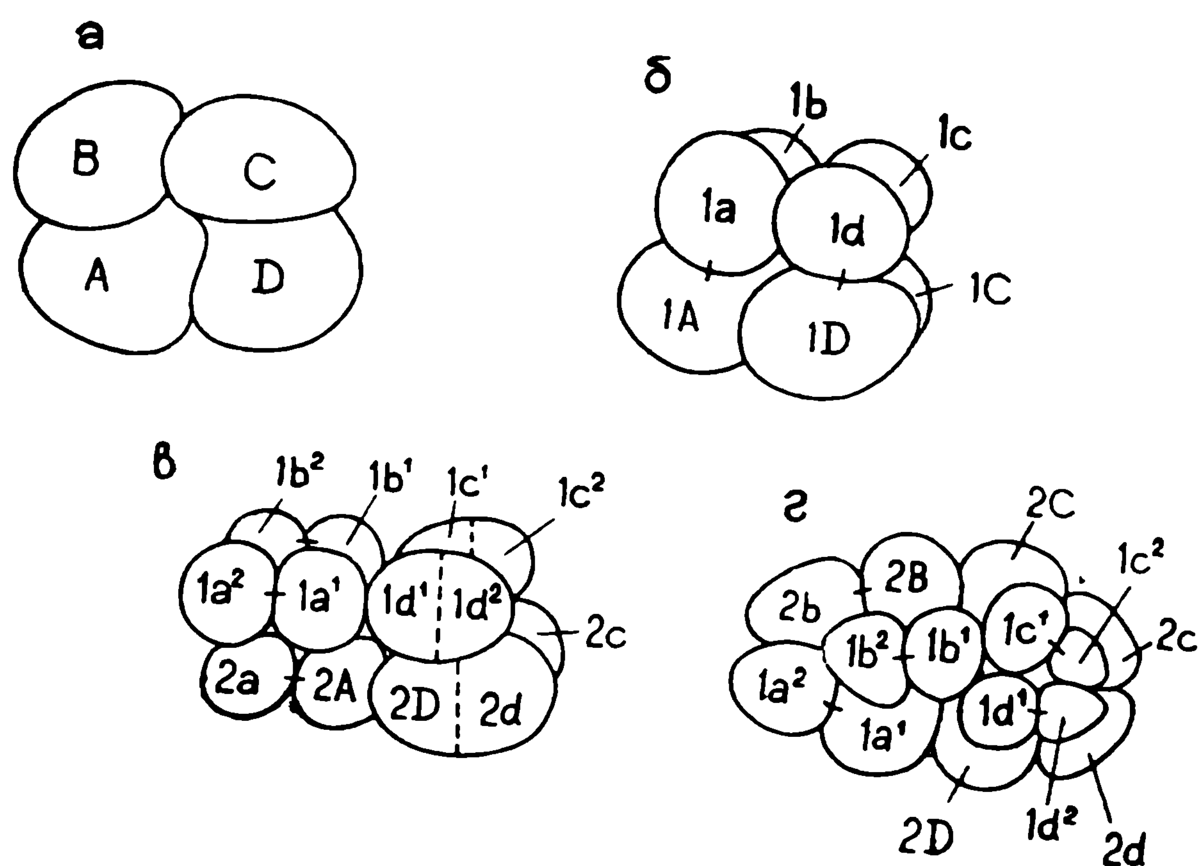


Рис. 5. Дробление *Neogossea* (по Beauchamp, 1929, схематизировано).

а — стадия 4-х, *б* — 8-ми, *в* — переход к стадии 16-ти бластомеров; *г* — стадия 16 бластомеров после поворота передних квадрантов относительно задних; *а, г* — вид со спинной стороны, *б, в* — слева.

Тенденция ко все более раннему обособлению зачатков и сокращению числа их первичных клеток получает у гастротрих дальнейшее развитие. Если у коловраток энтодермальный зачаток дают клетки 2*A*—2*C*, то у Chaetonotoidea — только бластомер 2*A*. Бластомер 2*a* представляет собой зачаток стомодеума. Теперь обратим внимание на то, что для гастротрих и нематод характерно несколько необычное проспективное значение квадрантов. У большей части Spiralia, в том числе у скребней и коловраток, медиальная плоскость зародыша проходит через квадранты *B* и *D*, а у нематод и гастротрих — исходно проходила между квадрантами *A* и *B*, *C* и *D*. Различие это не отрывает гастротрих и нематод от остальных Spiralia: у немертин, как показывают опыты над развитием Cerebratulus, оба варианта могут наблюдаться в разных зародышах одного и того же вида (Hörstadius, 1937). Однако, именно эта особенность предопределила характерные эволюционные преобразования развития гастротрих и нематод. Энтодермальный зачаток лежит на боковой стороне зародыша, но его потомки должны оказаться на медиальной плоскости. Поэтому происходит поворот передних квадрантов относительно задних на 45° (рис. 5*г*). Теперь энтодермальный и стомодеальный зачатки лежат медиовентрально, весь квадрант *A* смещен на брюшную, квадрант *B* — на спинную сторону зародыша. В дальнейшем производные бластомеров $1b^1$ и $1b^2$ образуют эктодерму спинной стороны передней половины тела. Бластомеры 2*B*, 2*b* и $1a^1$, $1a^2$ заняли симметричное положение по бокам зародыша. Их производные лежат в дальнейшем на боковых и брюшной сторонах передней половины тела. Таким образом, бластомер 1*a* становится «заместителем» бластомера 1*A* в эктодерме. Явления такого рода не редкость в эмбриологии (см. Иванова-Казас, 1975, 1977в).

Задняя половина тела сохраняет типичное строение. Дорсальная ее часть построена из производных бластомеров первого квартета квадрантов *C* и *D*, вентральная — из макромеров и микромеров второго квартета (рис. 5*г*).

У *Neogossea* поворот передних квадрантов относительно задних совершается, по данным Бошана, на стадии 16 бластомеров или раньше. Окончательное перенесение его на более раннюю стадию было бы выгодно — в повороте участвовало бы меньше клеток. Именно так и обстоит дело у *Lepidodermella*. Поворот совершается уже на стадии

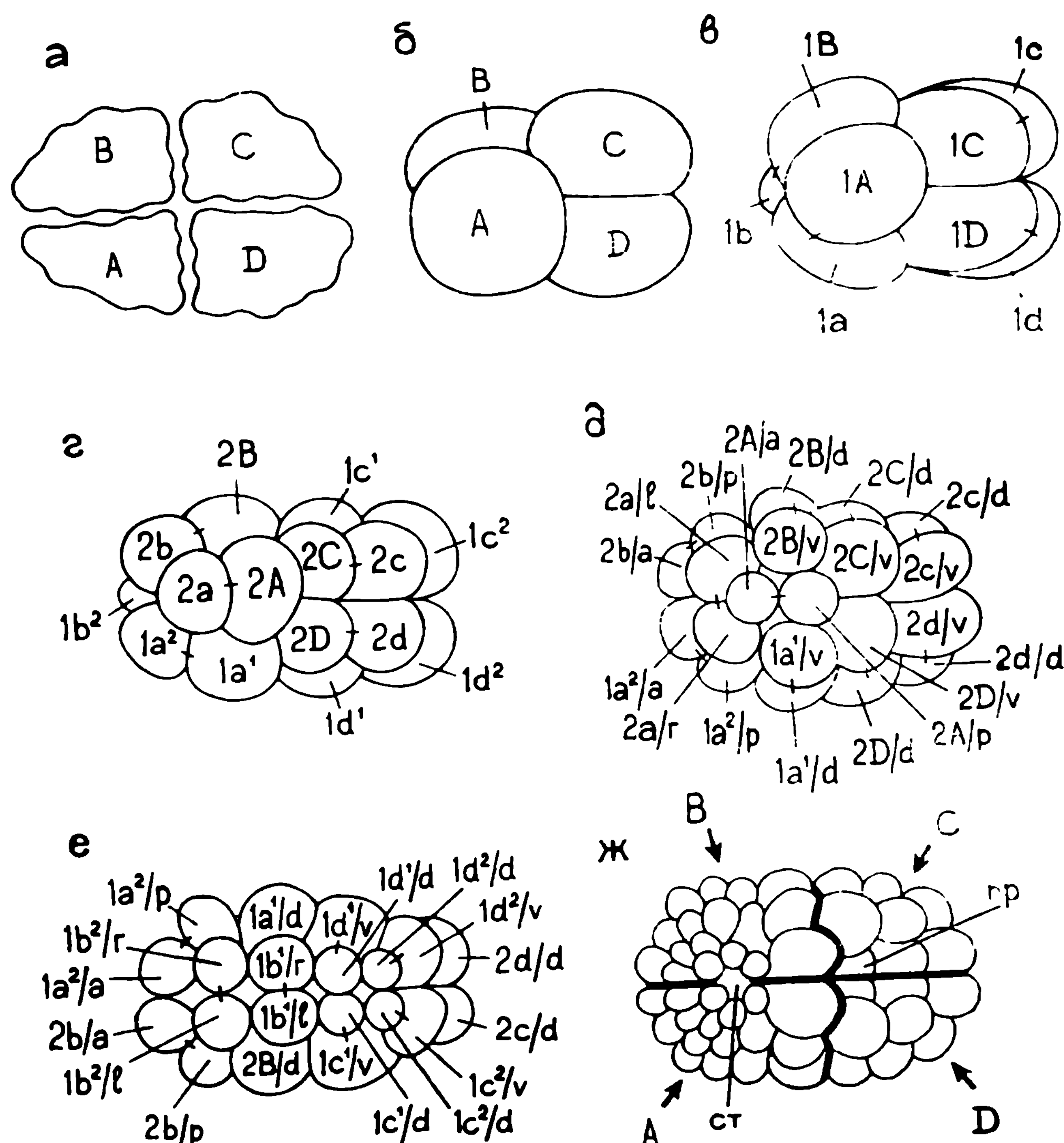


Рис. 6. Дробление *Lepidodermella* (по Sacks, 1955).

а — стадия 4 бластомеров до поворота передних квадрантов относительно задних; *б* — то же после завершения поворота; *в* — стадия 8-ми, *г* — 16-ти, *д*, *е* — 32 бластомеров; *ж* — стадия образования проктодеума; *е* — вид со спинной стороны, остальное — с брюшной.

4 бластомеров (рис. 6*а*—*г*), благодаря чему в дроблении возникает стадия тетраэдра, отсутствовавшая у *Neogossea*.

К началу пятого деления строение зародышей обоих видов совершенно одинаково. Начиная с этого деления, говорить об отделении микромеров даже в квадрантах *C* и *D* уже, вероятно, нельзя (рис. 6*д*, *е*). Отметим, что в эктодерме асимметрия квадрантов у Chaetonotoidea проявляется еще незначительно: на задней половине тела она вообще не отражается, в передней половине граница между квадрантами на вентральной стороне также проходит по средней линии, так что четырехлучевая симметрия выражена совершенно явно (рис. 6*ж*). Кстати, этот рисунок явно показывает, что медиальная плоскость проходит именно между квадрантами, а не через квадранты *B* и *D*.

Отмеченные в развитии Chaetonotoidea тенденции проявляются еще сильнее в развитии гастротрих отряда Macrodasyoidea. Подробно изучено только развитие *Turbanella cornuta* (Teuchert, 1968). В удлиненных яйцах *Turbanella* уже второе деление проходит необычно. В бластомере *AB* плоскость второго деления меридиональна, но в заднем бластомере *CD* она параллельна фронтальной плоскости зародыша. Обра-

зуется фигура тетраэдра (рис. 7*а*, *б*). Энтодермальный зачаток обособляется у этого вида еще раньше, чем у Chaetonotoidea. Бластомер, лежащий сзади на медиовентральной линии (обозначим его как *D*) отделяет микромер 1*d*, участвующий в образовании эктодермы и эктомезодермы; бластомер 1*D* представляет собой энтодермальный зачаток. В остальных бластомерах уже третье деление проходит не в соответствии с характерным для спирального дробления планом (рис. 7*в*). До начала четвертого деления энтодермальный зачаток сдвигается из задней части зародыша на середину вентральной стороны (рис. 7*г*). Рассматривая строение зародыша перед гаструляцией (рис. 7*д*), мы можем констатировать лишь слабые следы радиальной симметрии.

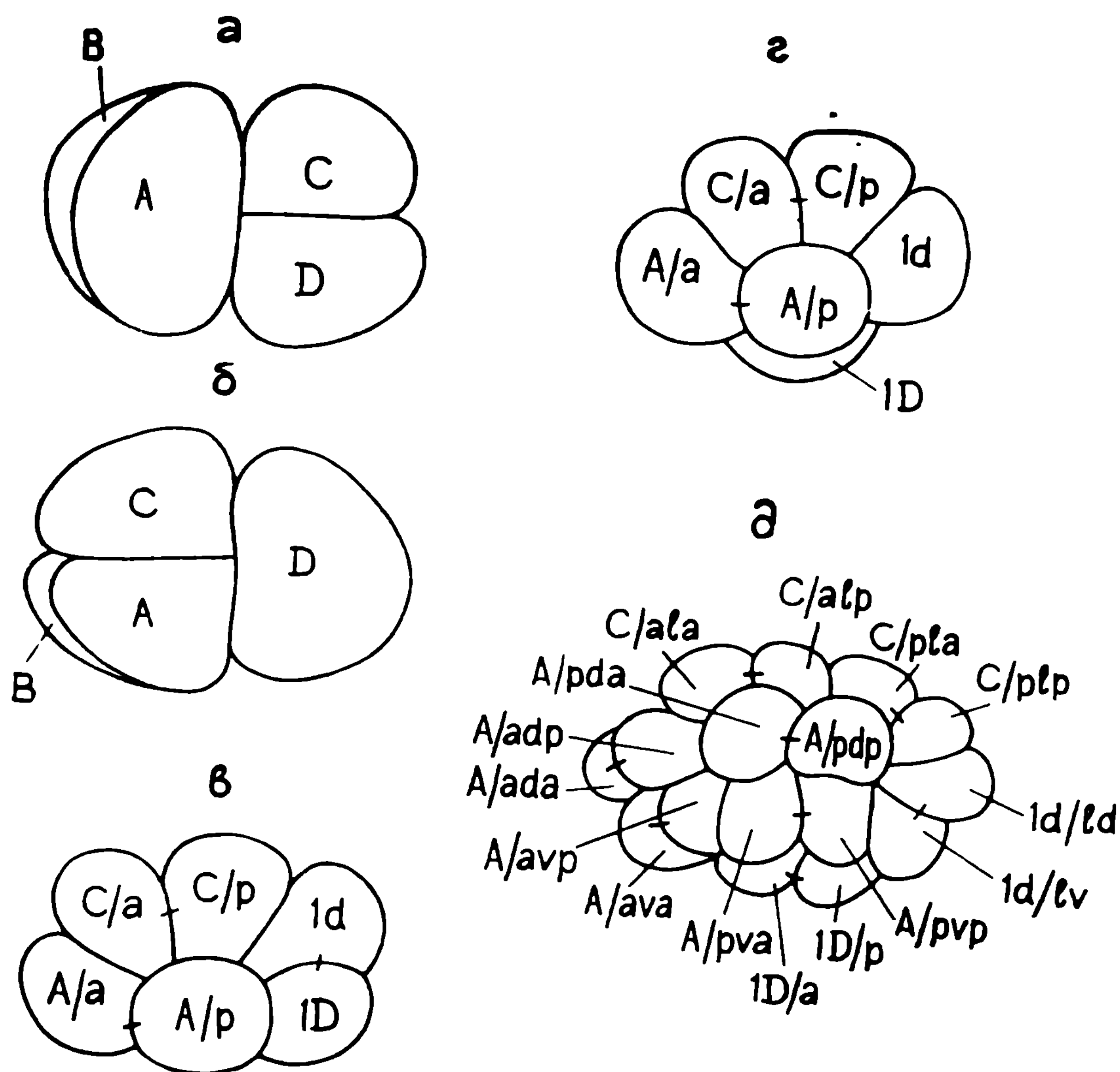


Рис. 7. Дробление *Turbanella* (по Teuchert, 1968).

а — стадия 4 бластомеров; *б* — то же после смещения бластомера вперед; *в* — стадия 8 бластомеров; *г* — то же после смещения эндодермального зачатка (1*D*) вперед; *д* — стадия 30 бластомеров; вид слева.

На существовавшую когда-то общность судьбы всех четырех квадрантов указывают лишь полное сходство между квадрантами *А* и *В*, а также сходство в проспективном значении бластомеров *А*, *В* и 1*d*. Квадрант *С* оказался полностью смещенным на дорсальную сторону тела, в отличие от остальных трех квадрантов он не участвует в образовании мезодермы, его производные занимают спинную сторону не только задней, но и передней половины гаструлы. Таким образом, асимметрия задних квадрантов сказывается уже и на передних.

Установление ассиметрии квадрантов в онтогенезе сдвигается у Macrodasyoidea на еще более ранние стадии. У ***Macrodasys* и *Cephalodasys*** веретена второго деления закладываются еще параллельно, однако четырехклеточной пластинки, характерной для Chaetonotoidea, уже не образуется: веретена поворачиваются друг относительно друга на 90° на стадии поздней анафазы (Teuchert, 1968). У *Turbanella* этот поворот либо перенесен на еще более раннюю стадию и может быть замечен визуально, либо благодаря соответствующему распределению ооплазматических компонентов он вообще стал не нужен.

Дробление *Macrodasys*, прослеженное только до стадии 12 клеток, несколько отличается от дробления *Turbanella* (Teuchert, 1968). Это дает основание надеяться, что среди Macrodasyoidea могут быть встре-

чены и другие варианты дробления, в том числе и менее отклонившиеся от квартетного.

По мнению О. М. Ивановой-Казас (1959, 1975) наличие у ряда гастротрих стадии тетраэдра указывает на связь их дробления с дуэтным. Однако некоторые факты противоречат такой трактовке. Во-первых, приведенные выше данные позволяют предполагать, что стадия тетраэдра, если она имеется, возникает в результате перенесения процесса, приводящего к ассиметрии квадрантов в одной из половин зародыша, на 4-клеточную или более раннюю стадию, т. е. возникает вторично, причем независимо в обоих отрядах гастротрих. Во-вторых,

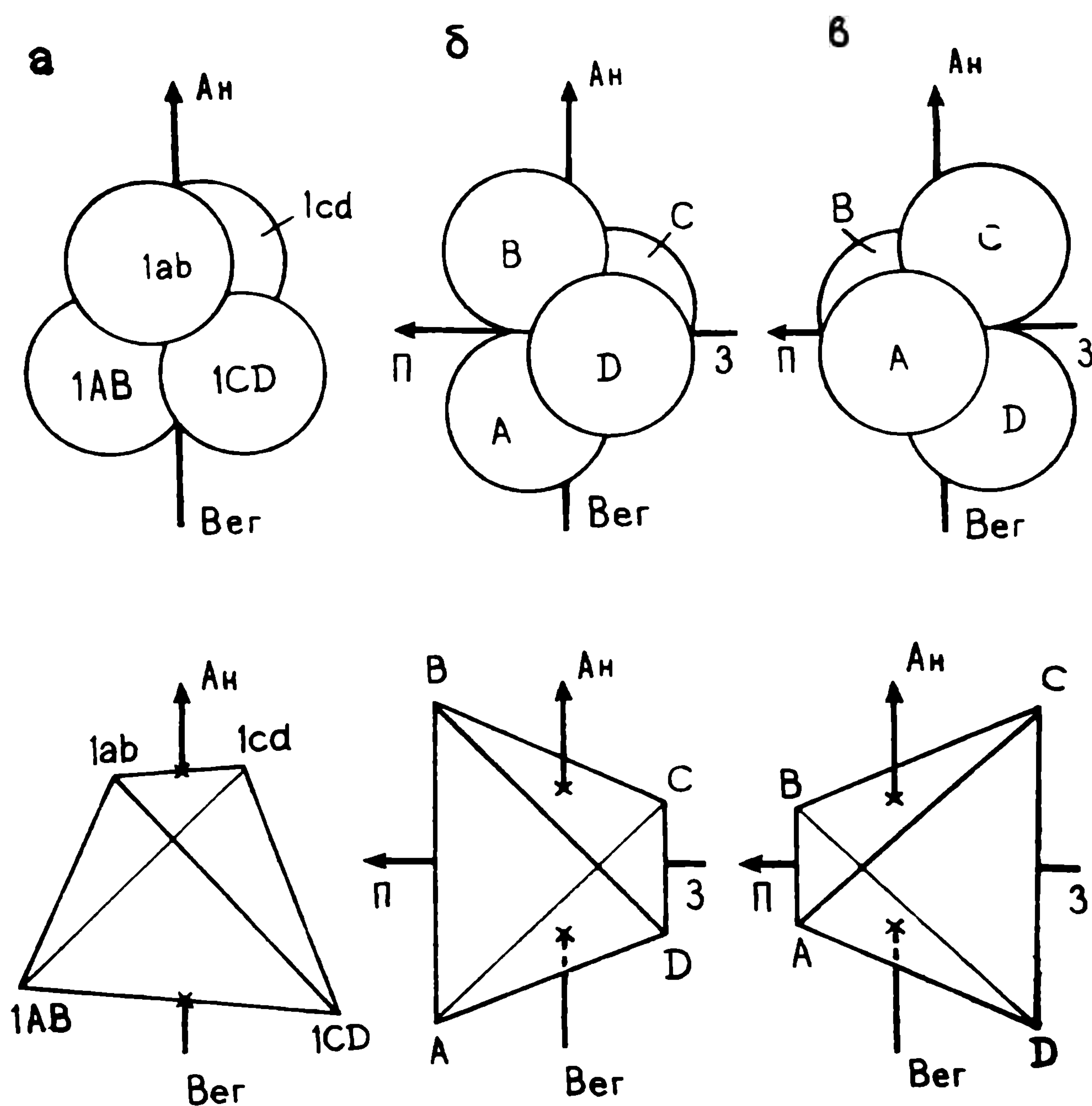


Рис. 8. Строение четырехбластомерных тетраэдрических фигур при спиральном дроблении (*а*), у Chaetonotoidea (*б*) и у Macrodasyoidea (*в*).

В первом случае анимально-вегетативная ось пересекает ребра тетраэдра, образованного центрами бластомеров, во втором и третьем — грани.

стадия тетраэдра у гастротрих ориентирована относительно анимально-вегетативной оси не так, как при дуэтном спиральном дроблении, причем в разных отрядах гастротрих по-разному относительно передне-задней оси (рис. 8). В-третьих, если считать дробление гастротрих дуэтным, то из каждой пары бластомеров (*A* и *B*, *C* и *D*) один гомологичен макро-, второй микромеру. Тогда должны были бы во всех случаях наблюдаться различия в их дальнейшей судьбе. На деле же судьба бластомеров *A* и *B* у Macrodasyoidea и *C* и *D* у Chaetonotoidea оказывается совершенно одинаковой. Напротив, если исходить из представления о квартетной природе дробления гастротрих, то можно отметить, что взаиморасположение потомков макромеров и микромеров квадрантов *C* и *D* у Chaetonotoidea, а также роль макромеров и микромеров квадранта *A* у Chaetonotoidea и квадранта *D* у Macrodasyoidea в формировании экто- и энтодермы в целом соответствуют характерному для спирального дробления плану. Кроме того, в строении зародыша Chaetonotoidea явно выражена четырехлучевая симметрия, следы которой сохраняются и в строении зародыша Macrodasyoidea.

У круглых червей к настоящему времени можно выделить несколько типов развития, резко отличных друг от друга. Плоскость первого деления всегда перпендикулярна продольной оси оболочки яйца, но уже второе деление проходит у разных нематод по-разному.

Рассмотрим сначала тип развития, описанный у двух представителей отряда Enoplida — *Pontonema vulgare* и *Enoplus brevis* (Малахов и Черданцев, 1975; Малахов и Акимушкина, 1976). Ниже мы будем называть его эноплидным типом. Плоскости второго и последующих делений в яйцах разных особей каждого из изученных видов могут прохо-

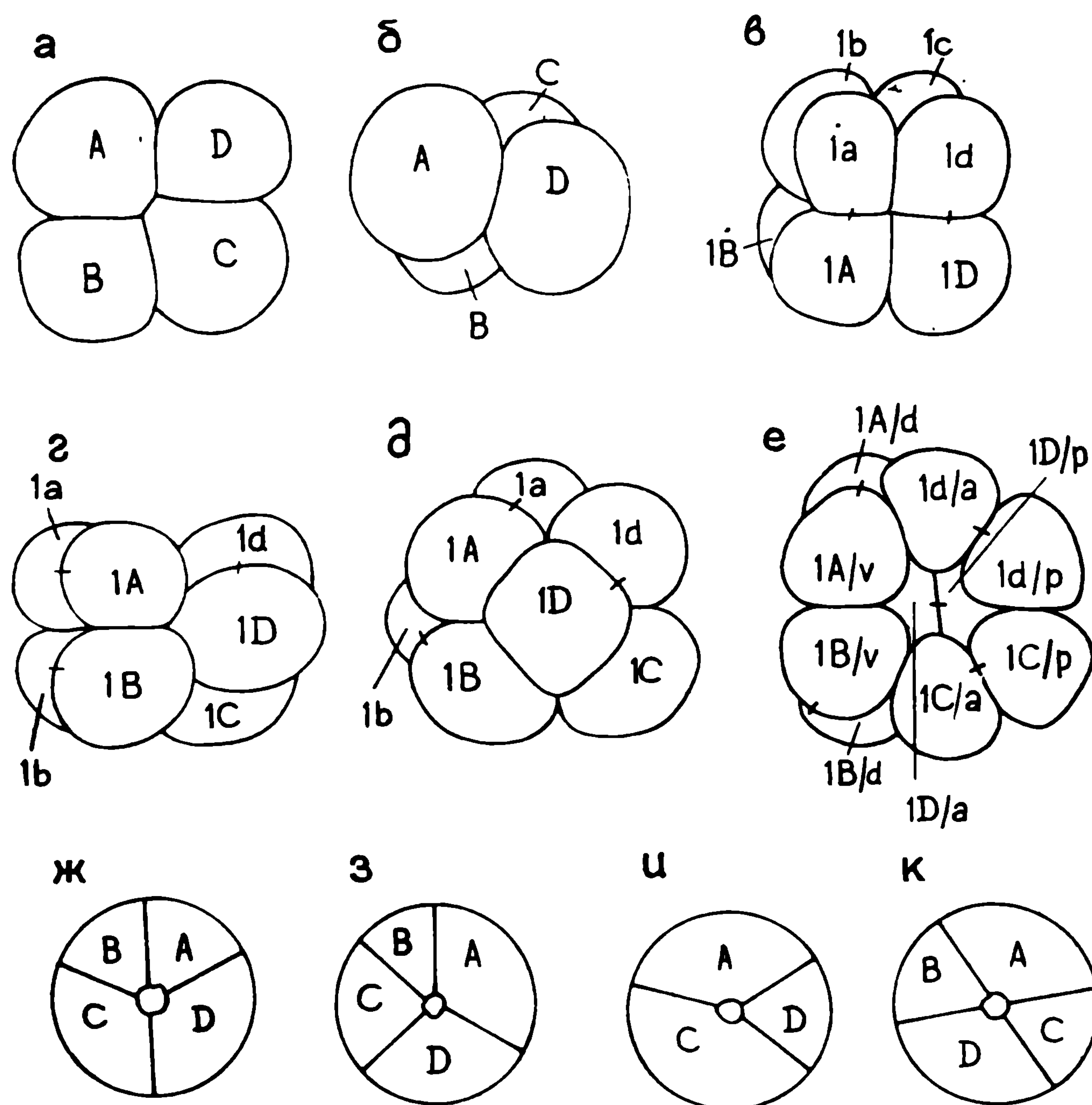


Рис. 9. Эноплидный тип развития нематод — дробление *Enoplus* (по Малахов, Акимушкина, 1976).

а, б — стадия бластомеров; *в* — стадия 8 бластомеров до поворота передних квадрантов относительно задних; *г* — то же после поворота; *д* — то же после смещения энтодермального зачатка (1*D*) вперед; *е* — стадия 16 бластомеров; *ж* — взаиморасположение производных разных квадрантов на стадии 128 бластомеров; *з—к* — то же при других вариантах дробления; *б, в* — вид слева, остальное — с брюшной стороны; *а—е* — передний конец слева, *ж—к* — сверху.

дить по-разному, отличаются и следующие за делениями морфогенетические движения бластомеров. Поэтому имеется несколько эквифинальных вариантов дробления. Обращает на себя внимание один из них. Плоскость второго деления проходит через продольную ось оболочки яйца. Получившиеся четыре бластомера лежат в одной плоскости, затем они образуют уплощенный тетраэдр (рис. 9*а, б*). Борозды третьего деления во всех бластомерах экваториальны, отделяется первый квартет микромеров. Бластомер 1*D* представляет собой энтодермальный зачаток. Естественно, что после завершения третьего деления происходит поворот задних квадрантов относительно передних на 45°, благодаря которому энтодермальный зачаток занимает место на медиовентральной линии. Затем он сдвигается к середине брюшной стороны зародыша (рис. 9*в—д*). Далее отделения первого квартета микромеров сходство со спиральным дроблением не прослеживается (рис. 9*е*), уже на стадии 15 бластомеров начинается гаструляция. Но зародыш сохраняет явные признаки четырехлучевой радиальной симметрии по крайней мере до стадии 128 клеток (рис. 9*ж*).

Сдвиг энтодермального зачатка на середину брюшной стороны зародыша приводит к тому, что асимметрия отражается не только на задних, но и на передних квадрантах зародыша. Крайне важно, что при разных вариантах эмбрионального развития у *Enoplus* наблюдается значительная вариация в судьбе квадранта *B* (рис. 9*ж—к*). Закрепление вариантов дробления, приводящих к вытеснению одного или двух квадрантов на спинную сторону зародыша, и было механизмом, благодаря которому возникли специализированные билатеральные формы дробления. В остальных отношениях различия между разными вариантами не столь существенны. На первый взгляд кажется, что эквифинальность — черта крайне примитивная и противоречит трактовке дробления нематод как специализированной формы квартетного дробления.

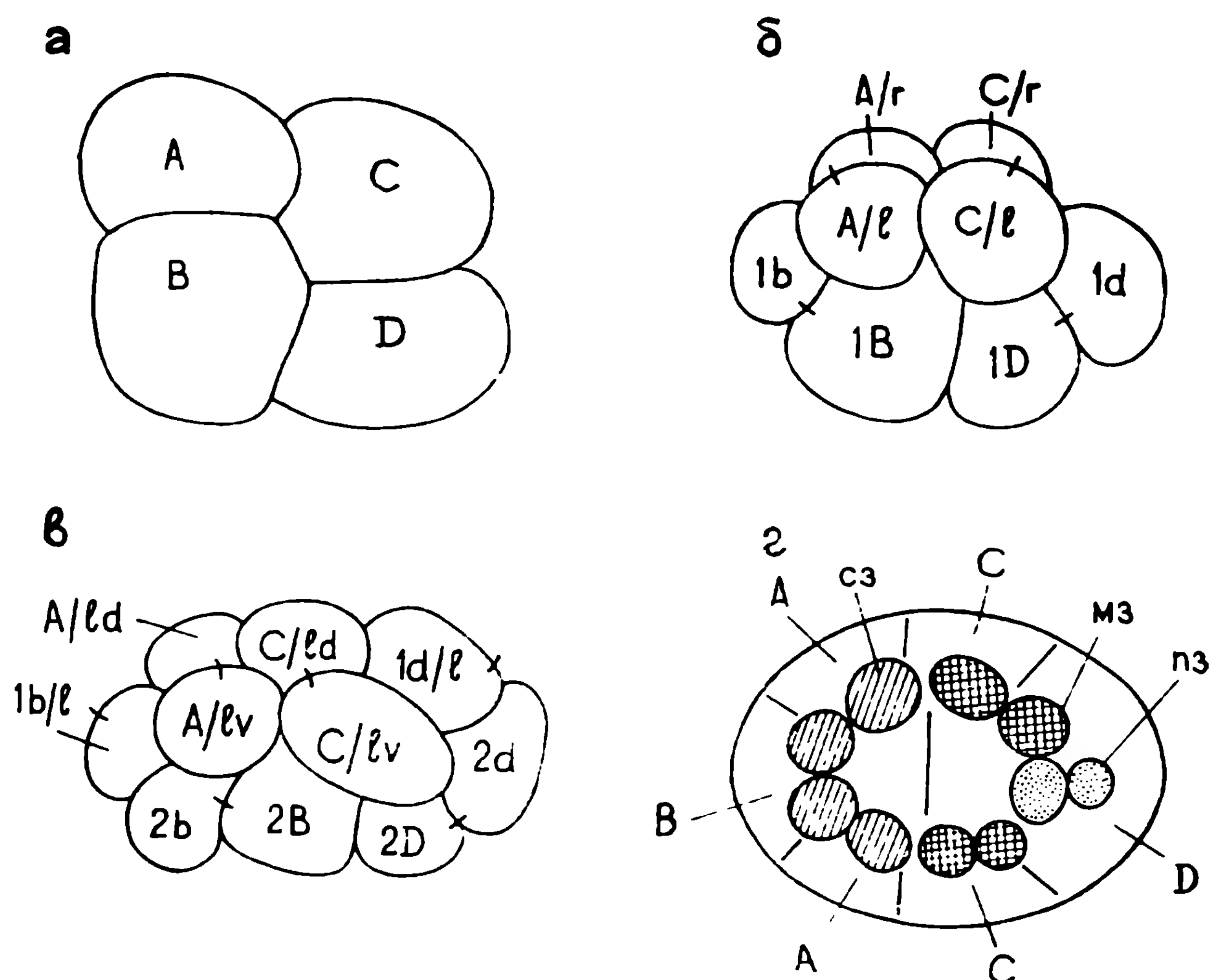


Рис. 10. Дориляймидный тип развития нематод — дробление *Prionchulus* (по Дроздовский, 1969).

а — стадия 4-х, *б* — 8-ми, *в* — 16 бластомеров; *г* — схема расположения производных разных квадрантов вокруг бластопора на начальных этапах гаструляции; *а—в* — вид слева, *г* — с брюшной стороны, *мз* — мезодермальный, *пз* — половой, *сз* — стомодеальный зачатки.

Однако она может возникать и вторично. Вопрос о том, почему она возникает, выходит за рамки сравнительной эмбриологии, но для того, чтобы убедиться в правильности этого утверждения, достаточно вспомнить развитие макростомид, у которых проспективное значение бластомеров вообще не связано с геометрией дробления и полностью определяется тем, какая часть цитоплазмы попадает в данную клетку у данного зародыша (Seilern-Aspang, 1957). В данном случае эквифинальность свидетельствует лишь о том, что эноплидный тип развития менее специализирован, чем развитие других нематод, ибо ранее обособление энтодермального зачатка в виде единственной клетки и ранняя гаструляция не позволяют считать его примитивным в более широком смысле.

Еще один тип дробления нематод, который мы будем называть дориляймидным, был описан Э. М. Дроздовским (1969, 1975). Он отмечен у представителей отряда Dorylaimida и семейства Mononchidae, занимающего промежуточное положение между Dorylaimida и Enoplida. Плоскость второго деления проходит в обоих первых бластомерах более или менее параллельно фронтальной плоскости зародыша, так что дробление внешне несколько напоминает дуэтное (рис. 10*а*). Передний вентральный бластомер *B* содержит зачатки энтодермы, стомодеума и эктодермы переднего конца тела. Задний вентральный *D* дает поло-

вой зачаток и эктодерму заднего конца тела. Передний дорсальный *A* — эктодерму передней половины тела, задний дорсальный *C* — эктодерму задней половины тела и соматическую мезодерму. Сходство с квартетным спиральным дроблением, нарушенное уже при образовании 4-клеточной стадии, в дальнейших делениях бластомеров *A* и *C* не прослеживается. Однако в характере деления вентральных бластомеров оно сохраняется. Передний бластомер *B* отделяет в анимальном направлении микромер 1*b* — зачаток эктодермы переднего конца тела, затем микромер 2*b* — зачаток стомодеума. Макромер 2*B* представляет собой энтодермальный зачаток. От заднего бластомера *D* также отделяются два микромера, участвующих в образовании эктодермы заднего конца тела. Бластомер 2*D* является половым зачатком (рис. 10*б, в*).

Обособление полового и энтодермального зачатка в одном из передних и одном из задних квадрантов привело к вытеснению второго переднего и заднего бластомеров четырехклеточной стадии на спинную сторону зародыша. Дробление становится «псевдодуэтным», в расположении производных клеток *AB* и *CD* наблюдается почти полная двулучевая симметрия, не соответствующая, однако, ни идеализированной схеме настоящего дуэтного дробления, ни его варианту, реализующемуся у Acoela (рис. 8а). Однако и здесь сохраняется одно косвенное свидетельство того, что когда-то судьба всех четырех квадрантов была сходной. Дело в том, что в наиболее примитивном случае (у Macrodasyoidea и при эноплидном типе развития нематод) зачаток мезодермы не дифференцирован на половую и соматическую части и образуется большим числом клеток, окаймляющих бластопор и погружающихся через него внутрь зародыша. У остальных нематод мезодермальные элементы также всегда уходят внутрь зародыша через бластопор. При дориляймидном типе развития зачаток соматической мезодермы попадает при втором делении в дорсальный бластомер *C*, но затем все-таки оказывается на краю бластопора (рис. 10г). Это можно объяснить только как след сходства в судьбе квадрантов *C* и *D*.

Дробление остальных изученных в эмбриологическом отношении нематод протекает по третьему типу. Он изучен на многих видах (см. Иванова-Казас, 1975). Мы будем называть его сецернентным. Традиционно выделяемые аскаридный, промежуточный, параллельный и линейный типы представляют собой его эквифинальные варианты, различающиеся по способу достижения стадии 4-клеточного ромба. На этой стадии (рис. 11*а*) впереди дорсально лежит бластомер *A*, который дает эктодерму передней половины тела. Дорсально сзади лежит бластомер *B*. Его потомки образуют две группы эктодермальных бластомеров на боковых сторонах зародыша. После закрытия бластопора они смыкаются, так что в итоге бластомер *B* дает эктодерму вентральной и латеральных частей зародыша. Вентрально спереди лежит бластомер *C* (=*EMSt*), сзади *D* (=P_2). Таким образом, при сецернентном типе развития план спирального дробления нарушается уже при образовании 4-клеточной стадии. В этом случае на спинную сторону зародыша оказались вытесненными оба передних квадранта, так как и половой зачаток, обособляющийся в квадранте *D*, и энтодермальный зачаток, обособляющийся в квадранте *C*, должны занять место на медиовентральной линии. Деления бластомеров *A* и *B* носят строго билатеральный характер, но вентральные бластомеры еще сохраняют для спирального дробления последовательность делений. Бластомер *C* делится на 1*c* (=*MSt*) и 1*C* (=*E*). Бластомер *D* отделяет в анимальном направлении по крайней мере два микромера: 1*d* (=*C*) и 2*d* (=*D*), дающих эктодерму заднего конца тела, проктодеум, может быть и некоторые мезодермальные образования (рис. 11*б, в*). Характер расположения потомков бластомеров *A*, *B* и *D* в эктодерме зародыша (рис. 11*г, д*) сохраняет еще явный след симметрии передних и задних

квадрантов, так как эктодерма, происходящая от бластомера *D,* узкой лентой тянется вперед по медиодорсальной линии, доходя до середины спинной стороны.

Недавно В. В. Малахов (1975, 1976) предложил рассматривать дробление нематод, гастротрих и некоторых других животных как сольное. По его мнению сольное дробление, характеризующееся отделением микромеров по одному от единственного макромера, является наряду с дуэтным и квартетным одной из исходных форм спирального дробления и сохранилось у представителей этих групп в более или менее неизменном виде. Нам кажется, что эта точка зрения не может быть принята. Во-первых, дробление гастротрих отряда Chaetonotoidea и дориляймидный тип дробления нематод никоим образом не могут быть выведены из сольного, так как при этом пришлось бы допустить, что

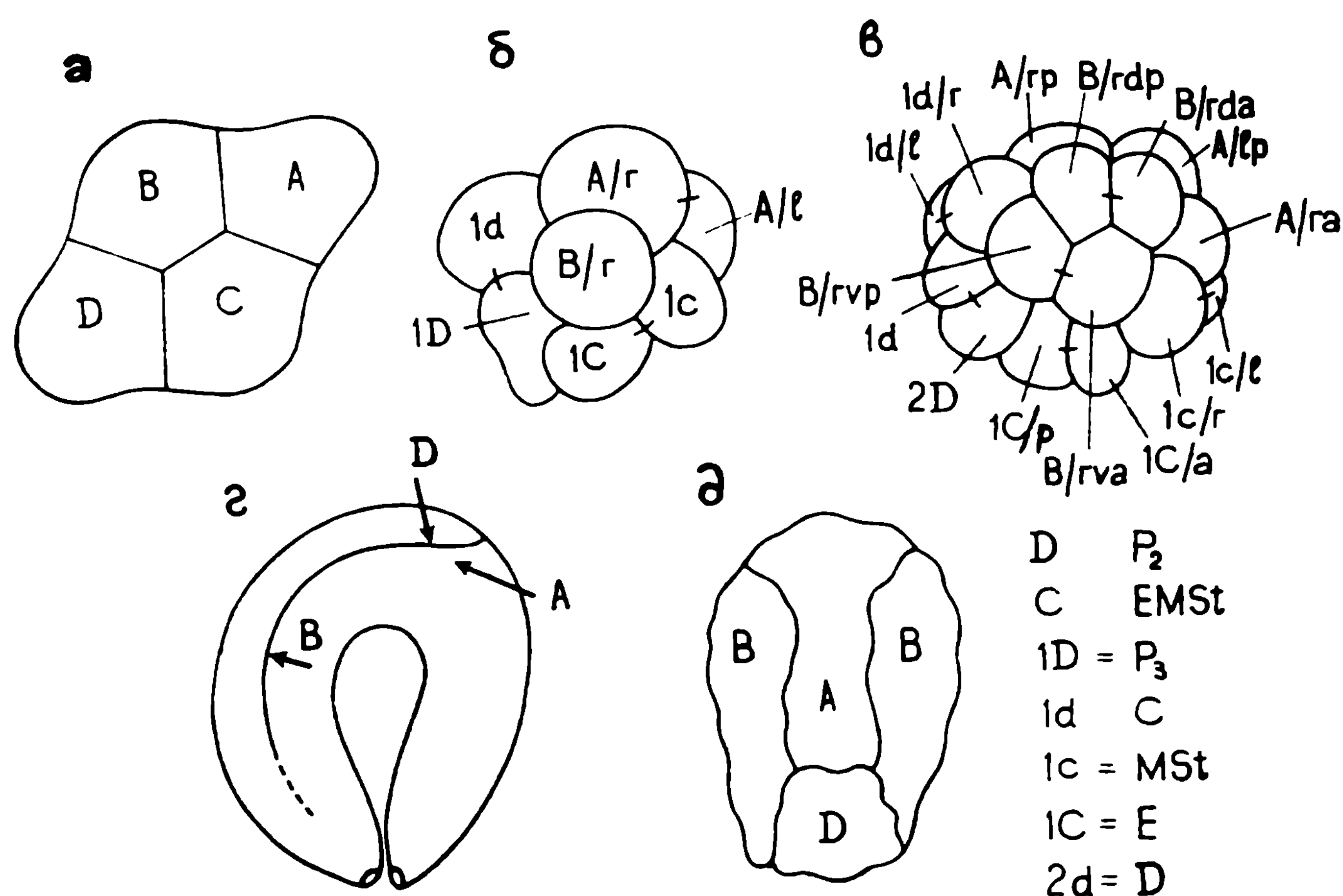


Рис. 11. Сецернентный тип развития нематод.

а—в — последовательные стадии дробления *Parascaris* (по Boveri, 1899); *г* — взаиморасположение производных квадрантов *A, B,* и *D* в эктодерме позднего зародыша *Parascaris* (по Müller, 1903); *д* — то же у *Camallanus* на стадии около 76 бластомеров (по Martini, 1903).

энтодермальный зачаток у них образуется из микромера первого соло. Вместе с тем все отмеченные у нематод и гастротрих типы дробления демонстрируют существенные признаки сходства друг с другом, и поэтому самостоятельное их возникновение представляется маловероятным. Во-вторых, представление о сольном дроблении нематод и гастротрих связано с утверждением, что анимально-вегетативная ось совпадает у них с продольной осью яйца. Это утверждение, однако, не верно. Ему явно противоречат наличие и характер элементов радиальной симметрии в строении зародышей Chaetonotoidea, нематод с эноплидным и дориляймидным типами развития (см. рис. 5, 6, 7, 9, 10). Бластопор у нематод и гастротрих всегда расположен у брюшной поверхности оболочки яйца, следовательно, именно здесь, а не у заднего ее конца и должен быть расположен вегетативный полюс. Как уже упоминалось выше, такая трактовка положения анимально-вегетативной оси более правдоподобна и со сравнительно-эмбриологической точки зрения. В-третьих, у нематод и гастротрих в образовании краев бластопора участвуют потомки обоих первых бластомеров, обозначаемых нами *AB* и *CD.* Следовательно, их нельзя расценивать как микро- и макромер, так как различия между микромерами и макромерами как раз и заключаются в различном расположении их потомков относительно анимально-вегетативной оси.

Хотя возможность существования первично-сольного дробления наряду с квартетным и дуэтным в принципе не исключена, закрепление

его в какой-либо группе кажется маловероятным. Идеализированная схема спирального дробления нарушается в реальных эмбриогенезах для создания более устойчивой конфигурации. При квартетном дроблении эти отклонения менее значительны, чем при дуэтном (возможно, поэтому оно и встречается чаще), сольное же дробление с этой точки зрения еще много менее удобно, чем дуэтное. Кроме нематод и гастротрих, сольное дробление приписывается разными авторами представителям некоторых других групп, однако во всех случаях есть серьезные основания считать, что дробления такого типа возникают как крайнее проявление проспективной неравнозначности бластомеров основного квартета или дуэта.

Приведенные выше данные показывают, что представление о квартетной природе дробления нематод и гастротрих лучше согласуется с фактами, чем другие гипотезы. Несмотря на разительные отличия наиболее специализированных типов дробления нематод и гастротрих от типичного спирального дробления, можно построить сравнительно-эмбриологический ряд, связывающий их между собой, причем для объяснения такого рода эволюции требовалось сделать только два допущения. Первое состоит в утверждении, что для эволюции эмбрионального развития Spiralia характерна тенденция ко все более раннему обособлению зачатков в виде отдельных клеток. Анализ этого вопроса был дан Беклемишевым (1925), и справедливость такого положения не вызывает сомнения.

Второе допущение состоит в том, что играющие важную роль зачатки обязательно должны занять положение на медиальной плоскости зародыша, даже если это ведет к изменению его симметрии. Рассмотрим только один пример. У аннелид и моллюсков бластомеры 2d и 4d — первый и второй соматобласты — играют важнейшую роль в развитии, а бластомеры 1*d* и 3*d* по проспективному значению в общем не отличаются от остальных микромеров. Дело в том, что спиральная укладка бластомеров создает довольно сложную картину проспективно-проморфологического значения квадрантов зародыша. У примитивных гомоквадрантных аннелид и моллюсков медиальная плоскость зародыша проходит в четных квартетах через квадранты *B* и *D*, а в нечетных — между квадрантами *A* и *C, B* и *D*. Именно поэтому обособление соматобластов в четных квартетах целесообразно, а в нечетных — нет. У *Polygordius* и *Ischnochiton* первый соматобласт не играет еще такой роли, как у более продвинутых форм, и в туловищный зачаток входят, кроме клетки 2*d,* также и микромеры третьего квартета. В обоих случаях симметричные относительно медиальной плоскости бластомеры 3*c* и 3*d* принимают в нем совершенно равное участие (Woltereck, 1904; Heath, 1898). Если же бластомер 3*d* становится заместителем второго соматобласта или присоединяется к первому, как например, у *Platinereis* и *Rhynchelmis,* то зародыш становится асимметричным или билатерально-симметричным, а в дальнейшем потомки этого бластомера располагаются симметрично относительно медиальной плоскости (Wistinghausen, 1891; Светлов, 1923). Обособление зачатка в бластомере 3*d* вызывает, таким образом, явные изменения симметрии зародыша (рис. 1*а, б, г*). Анализ развития кольчатых червей и других Spiralia с этой точки зрения до сих пор не проводился, но надо думать, что он выявил бы и другие интересные примеры. Для нас же важно, что и эта тенденция проявляется среди Spiralia не только у гастротрих и нематод. Сделанное допущение подтверждается также тем, что у разных гастротрих и нематод мы наблюдаем сходные 4- и 8-бластомерные фигуры, отличия которых от соответствующих стадий при типичном спиральном дроблении и между собой почти полностью можно объяснить тем, в каком бластомере обособляется энтодермальный зачаток.

Об этом же свидетельствует и тот факт, что у всех нематод с сецернентным типом развития обязательно имеется стадия ромба, хотя она может достигаться разными путями. Наличие эквифинальных вариантов с разной степенью асимметрии квадрантов в развитии нематод с эноплидным типом развития подтверждает предположение о постепенном становлении и усилении асимметрии квадрантов в филогенезе.

Теперь необходимо кратко остановиться на проморфологии нематод и гастротрих. У большей части Spiralia анимальный полюс превращается в передний конец тела, а у гастротрих и нематод, если принимать предложенную выше трактовку их дробления, ему соответствует точка на спинной стороне тела (рис. 5*г*, 6*е*, 7*д*, 10*в*, 11*г*, *д*). Однако вспомним, что у нематод и гастротрих передний конец тела занимает рот, который у Spiralia, в том числе и у представителей этих классов, связан по происхождению с бластопором. Естественно, что в этом случае материал анимального полюса оказывается на морфологически спинной стороне тела. Вегетативный полюс у Chaetonotoidea и нематод с дориляймидным типом развития соответствует точке между ртом и анусом (рис. 5*ж*, 10 *г*). У Chaetonotoidea рот и анус образуются независимо, у остальных нематод и гастротрих бластопор щелевидный, хотя образование ануса из заднего участка бластопора точно установлено лишь у Macrodasyoidea и нематод с эноплидным типом развития. У нематод с сецернентным типом развития асимметрия квадрантов выражена столь сильно, что проморфологический подход может быть применен к ним лишь в историческом смысле. Материал стомодеума происходит у них из заднего бластомера *CD*, и это дает основания полагать, что у их предков рот соответствовал вегетативному полюсу, и бластопор целиком превращался в рот. Можно высказать предположение, что щелевидный бластопор — обладали ли им уже общие предки гастротрих и нематод, или он возникал у них независимо — представляет собой вторичное упрощение механизма образования сквозного кишечника. Приобретение такого признака представляется вполне вероятным, так как зародыши нематод и гастротрих, как правило, оказываются сильно вытянутыми в будущем передне-заднем направлении еще до погружения материала мезодермы, стомодеума и проктодеума.

Если эти предположения верны, то щелевидный бластопор и проморфологические отличия от типичных Spiralia возникли у гастротрих и нематод как результат эволюционных преобразований самого процесса эмбрионального развития, не носят рекапитуляционного характера и не имеют филогенетического значения. Альтернативная гипотеза состоит в том, чтобы считать исходными для нематод и гастротрих чертами щелевидный бластопор и плагиаксонию и на этом основании резко отделять их, по крайней мере, от коловраток и турбелярий. Решительных доводов против такой точки зрения нет, но нам она представляется менее правдоподобной.

Подводя итоги проведенного анализа, необходимо отметить, что по характеру эмбрионального развития первичнополостные черви делятся на три четко обособленные группы. Первую образуют Priapulida и Nematomorpha, для которых характерны дробление радиального типа, многоклеточная инвагинационная гаструла и образование рта вне связи с бластопором. Вероятно, к этой же группе могут быть причислены — в силу анатомического сходства с приапулидами — и Kinorhyncha, развитие которых пока не изучено. Строение и развитие представителей этих классов известны еще недостаточно и в настоящей работе не обсуждались.

Вторую группу образуют Rotatoria и Acanthocephala, весьма близкие между собой и анатомически, и эмбриологически. Для них характерны правильное квартетное дробление спирального типа, хотя и без

спирального смещения бластомеров, и поворот внутри яйцевой оболочки, совершаемый зародышем в период между началом дробления и гаструляцией. Соматическая мезодерма представлена эктомезодермой, погружающейся внутрь зародыша путем иммиграции вне связи с бластопором. Энтомезодерма дает только половой зачаток, в образовании соматической мезодермы не участвует. Поэтому бластомер 2*D* коловраток не может быть поставлен в соответствие второму соматобласту трохофорных животных, тем более, что у скребней дробление гомоквадрантное или квадрант *D* дает «кожный зачаток». Следовательно, гетероквадрантность дробления коловраток возникла независимо от таковой прочих Spiralia. У представителей этих классов сохраняются типичные для Spiralia проморфологические отношения, возникающие в онтогенезе коловраток по предложенной для Spiralia схеме. Анальное отверстие образуется у коловраток независимо от бластопора, а особенности закладки ресничного аппарата не позволяют гомологизировать его с прототрохом. Таким образом, эмбриологические данные явно свидетельствуют в пользу турбеллярной теории происхождения коловраток, а скребней следует рассматривать как группу, произошедшую от общего ствола с ними и сильно изменившуюся под влиянием паразитического образа жизни.

Третью группу образуют Nematoda и Gastrotricha, также близкие не только эмбриологически, но и анатомически. Для них характерно специализированное билатеральное дробление, свойственные Spiralia проморфологические отношения у них не сохраняются. У представителей этих классов вся мезодерма представлена эктомезодермой, всегда погружающейся внутрь через бластопор. Различные типы дробления гастротрих и нематод могли возникнуть только из неспециализированного гомоквадрантного квартетного спирального дробления, какое следует считать исходным также для скребней и коловраток. Проморфологические отношения у представителей этих классов, возможно, варьируют, но анимальный полюс всегда соответствует спинной стороне тела. Изменение его положения может быть объяснено приобретением терминального переднего рта, а раннее вытягивание зародыша вдоль будущей передне-задней оси могло послужить предпосылкой для возникновения щелевидного бластопора, характерного для части нематод и гастротрих. Если эти предположения справедливы, оба признака представляют собой результат эволюции эмбриогенеза и не имеют рекапитуляционного значения. Однако для окончательного решения вопросов проморфологии и филогении нематод и гастротрих имеющихся данных явно недостаточно.

В заключение автор выражает благодарность за помощь, советы и замечания М. А. Гуреевой, проф. О. М. Ивановой-Казас, проф. А. В. Иванову, В. В. Малахову, Ю. В. Мамкаеву и Я. И. Старобогатову.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Морфологическая проблема животных структур. — Изв. Биол. НИИ при Пермск. гос. ун-те, 1925, № 3, прилож. 1, с. 1—74.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Наука, 1964. — Т. 1. Проморфология. 432 с. — Т. 2. Органология. 446 с.

Вельш У Ф. Шторх. Введение в цитологию и гистологию животных. — М.: Мир, 1976. — 259 с.

Давыдов К. Н. Курс эмбриологии беспозвоночных. — Петербург — Киев: Сотрудник, 1914. — 502 с.

Дроздовский Э. М. К анализу эмбриогенеза некоторых Adenophorea (Nematoda). — Докл. АН СССР, 1969, т. 186, № 3, с. 720—723.

Дроздовский Э. М. Дробление яйца у видов *Eudorylaimus* и *Mesodorylaimus* (Nematoda Dorylaimida) и роль дробления в определении состава подклассов нематод. — Докл. АН СССР, 1975, т. 222, № 4, с. 1005—1008.

(Заленский В.) Salensky W. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der *Brachionus urceolaris*. — Z. wiss. Zool., 1872, Bd 22, Hf. 4, S. 455—466.
Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. — Л.: Наука, 1968. — 287 с.
Иванова-Казас О. М. К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1959, № 9, вып. 2, с. 56—67.
Иванова-Казас О. М. К вопросу о соотношении морфологических осей у Spiralia. — Зоол. ж., 1972, т. 53, вып. 1, с. 5—18.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. — Новосибирск: Наука, 1975. — 372 с.
Иванова-Казас О. М. Анализ раннего развития ракообразных. I. Основные варианты раннего развития. — Биол. моря, 1977а, № 1, с. 3—19.
Иванова-Казас О. М. Анализ раннего развития ракообразных. II. Проблема эволюции процессов дробления. Биол. моря, 1977б, № 3, с. 3—13.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. — М.: Наука, 1977в. — 312 с.
Малахов В. В. О дроблении нематод и гастротрих как производном от однолучевого спирального дробления. — Вест. МГУ, 1975, № 2, с. 14—17.
Малахов В. В. Распространение соло-дробления (однолучевого дробления) у беспозвоночных. Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 3, с. 387—402.
Малахов В. В., М. Н. Акимушкина. Эмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Enoplus brevis*. — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 12, с. 1788—1799.
Малахов В. В., В. Г. Черданцев. Эмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare*. — Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 2, с. 165—174.
Переяславцева С. М. О развитии коловраток. — Записки Новоросс. общ. естествоиспыт., 1884, т. 9, вып. 1, с. 1—19.
Светлов П. Г. Ранние стадии развития *Rhynchelmis limosella* Hoffmstr. — Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Пермск. гос. ун-те, 1923, вып. 4, с. 141—152.
Anderson D. T. On the embryology of cirripede crustaceans. — Phylos. trans. Roy. soc. London, 1969, ser. B, vol. 256, N 806, p. 183—235.
Beauchamp P. M. de Le dévelopment des Gastrotriches. — Bull. Soc. zool. France, 1929, t. 54, p. 549—558.
Beauchamp P. M. de. Le dévelopment de *Ploesoma hudsoni* (Imhof) et l'origine des fenillets chez les Rotifères. — Bull. Soc. zool. France, 1956, t. 81, N 3—6, p. 374—383.
Bigelow M. A. The early development of *Lepas*. — Bull. Mus. Comp. zool. Harvard Coll., 1902, vol. 40, N 2, p. 61—144.
Boveri T. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. — In: Festschrift zum siebzigsten Geburstag von Karl von Kupffer. Jena, 1899, S. 383—430.
Car L. Die embrionale Entwicklung von *Asplanchna brightwelli*. — Biol. Cbl., 1899, Bd 19, N 2, S. 59—74.
Costello D. P., Henley C. Spiralian development: a perspective. — Amer. Zool., 1976, vol. 16, N 3, p. 277—291.
Gerisch G. Die Zelldifferenzierung bei *Pleodorina californica* Shaw und die Organization der Phytomonadinenkolonien. — Arch.Protistenk., 1959, Bd 104, Hf. 2, S. 292—358.
Haffner K. von. Untersuchungen über das Urogenitalsystem der Acanthocephalen. — Z. Morph. und Ökol. Tiere, 1942, Bd 38, Hf. 2, S. 251—354.
Haffner H. von. Organization und systematische Stellung der Acanthocephalen. — Zool. Anz., 1950, Ergänzungsbd zu Bd 38, Hf. 2, S. 243—254.
Heath H. The development of *Ischnochiton*. — Zool. Jahrb., Anat., 1898, Bd 12, Hf. 4, S. 567—657.
Hörstadius S. Experiments on determination in the early development of *Cerebratulus lacteus*. — Biol. Bull., 1937, vol. 73, N 2, p. 317—342.
Jennings H. S. The early development of *Asplanchna herricki* De Guerne. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1897, vol. 30, N 1, p. 1—267.
Lechner M. Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Rädertieres *Asplanchna girodi* De Guerne. — Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 1966, Bd 157, Hf. 2, S. 117—173.
Martini E. Über Furchung und Gastrulation bei *Cucullanus elegans* Zed. — Z. wiss. Zool., 1903, Bd 74, Hf. 4, S. 501—556.
Meyer A. Die Furchung nebst Eibildung, Reifung und Befruchtung des *Gigantorhynchus gigas*. — Zool. Jarhb., Anat., 1928, Bd 50, Hf. 1, S. 117—218.
Meyer A. Urhautzelle, Hautbahn und plasmodiale Entwicklung der Larve von *Neoechinorhynchus*. — Zool. Jahrb., Anat., 1931, Bd 53, Hf. 2, S. 103—126.
Müller H. Beitrage zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. — Zoologica, 1903, Bd 17, Hf. 41, S. 1—30.

Nachtwey R. Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna priodonta*. — Z. wiss. Zool., 1925, Bd 126, Hf. 2—3,S. 239—492.

Pray F. A. Studies on the early development of the rotifer *Monostyla cornuta* Müller. — Trans. Amer. Micr. Soc., 1965, vol. 84, N 2, p. 210—216.

Remane A. Rotatoria. — In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig, 1929—1933, Bd 4, Abt. 2, 576 S.

Remane A. The systematic position and phylogeny of the pseudocoelomates. — In: The Lower Metazoa. Berkely; Los Angeles, 1963, p. 247—255.

Sacks M. Observations on the embriology of an aquatic gastrotrich, *Lepidodermella squamata* (Dujardin, 1841). — J. Morph., 1955, vol. 96, N 3, p. 473—496.

Seilern-Aspang F. Die Entwicklung von *Macrostomum appendiculatum*. — Zool. Jahrb., Anat., 1957, Bd. 76, Hf. 3, S. 311—330.

Siewing R. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. — Hamburg, Berlin: Parey, 1969. — 531 S.

Strassen O. zur. Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden. — Zoologica, 1959, Bd 38, Hf. 107, S. 1—142.

Tannreuther G. W. The development of *Asplanchna ebbersbornii* (Rotifera). — J. Morph., 1920, vol. 33, N 2, p. 389—438.

Tessin G. Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. — Z. wiss. Zool., 1886, Bd 44, Hf. 1—2, S. 273—302.

Teuchert G. Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea (Gastrotricha). Z. Morph. und Ökol. Tiere, 1968, Bd 63, Hf. 4, S. 343—418.

Weygoldt P. Grundorganization und Primitiventwicklung bei Articulaten. — Zool. Anz., 1963, Bd 117, Hf. 9—10, S. 363—376.

Westinghausen C. Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten. — Mitt. zool. Stat. Neapel, 1891, Bd 10, Hf. 1, S. 41—74.

Woltereck R. Beitrag zur practischen Analyse der *Polygordius* — Entwicklung nach dem Nordsee- und Mittelmeeretypus. Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 1904, Bd 18, Hf. 4, S. 377—403.

Zelinka C. Studien über Rädertiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte der Rädertiere nebst Bemerkungen über die Anatomie und Biologie. — Arb. Zool. Inst. Graz, 1892, Bd 4, N 3, S. 324—481.

МАТЕРИАЛЫ К ЭМБРИОНАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ *NEREILINUM MURMANICUM* IVANOV, 1961 (POGONOPHORA)

М. А. Гуреева

Вопрос о систематическом положении и родственных связях погонофор обсуждается уже давно. В последние годы получил широкое распространение взгляд на этих животных, как на абберантных, узко специализированных аннелид (Ливанов, Порфирьева, 1962, 1965, 1967; Nørrevang, 1970a, b; Webb, 1971; Southward, 1971, 1975; Van der Land, Nørrevang, 1977). Этой позиции противостоят представления, выдвигаемые А. В. Ивановым (1975а, б, в; 1977). Детальное изучение морфологии и эмбрионального развития погонофор позволило ему обосновать оригинальную концепцию происхождения Coelomata, в свете которой тип Pogonophora выступает как самостоятельная ветвь целомических животных, развивавшаяся в эволюции параллельно и независимо от Protostomia и Deuterostomia, хотя и от общих с последними древних целомических предков. Сравнив морфологию нервной системы погонофор, аннелид и низших Deuterostomia, к такой же точке зрения пришли Бубко и Миничев (1977). Исследование эмбрионального развития погонофор (Иванов, 1963, 1975а, б; 1977; Nørrevang, 1970a; Bakke, 1976; Иванов, Гуреева, 1976) показывает, что в онтогенезе этих животных сочетаются признаки как первично-, так и вторичноротых. В частности, при спиральном характере дробления целомическая мезодерма закладывается у погонофор энтероцельно, а мезодермальный зачаток сосредоточен в переднем бластомере *B*. Аналогичные отношения встречаются и у других Coelomata с гетероквадрантным дроблением, а именно, у некоторых низших ракообразных (Иванова-Казас, 1977б; Иванов, 1977). Однако к настоящему времени все сведения о спиральном дроблении у погонофор ограничиваются двумя видами специализированного рода *Siboglinum* (*S. fiordicum* и *S. caulleryi*), у которых дробление подверглось сильному вторичному изменению в связи с удлинением яиц (Иванов, 1963, 1975а, б; 1977). Сотрудниками Лаборатории эволюционной морфологии Зоологического института АН СССР был собран материал по эмбриональному развитию *Nereilinum murmanicum* из семейства Oligobrachiidae, которое считается наиболее примитивным. Личинки этого вида изучил А. В. Иванов (1975а, б), который описал у них энтероцельный способ образования целомической мезодермы и проследил последовательность первичного расчленения тела на четыре основных отдела. В данной публикации приводятся материалы по дроблению яиц *N. murmanicum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы погонофор проводились летом 1974 года в Баренцевом море на базе Мурманского морского биологического института АН СССР (пос. Дальние Зеленцы) с экспедиционного судна «Торос». Трубки

N. murmanicum с кладками фиксировались жидкостью Буэна. Дробление изучалось на тотальных препаратах, окрашенных борным кармином. Редукционные тельца выявлялись при обработке яиц по методу Фельгена. Состав дейтоплазмы исследовался гистохимическими методами Лизона, Гочкисса и Пирса. При изучении дробления *N. murmanicum* использовалась буквенно-цифровая номенклатура Вильсона, впервые примененная для анализа дробления погонофор Бакке (Bakke, 1976). Однако для обозначения бластомеров, которые делятся не по правилам спирального дробления, употреблялась модификация этой номенклатуры, когда цифровые надстрочные индексы заменяются буквенными и указывают положение бластомера относительно переднезадней оси зародыша (*a* — передний, *p* — задний, *d* — правый, *s* — левый) (Иванова-Казас, 1977а). Я сердечно благодарю Ю. М. Мамкаева за большую помощь при сборе материала.

Яйца

В заднем участке трубки одной из самок были обнаружены яйца, которые я первоначально приняла за ооциты. Они свободно лежали среди обрывков тканей туловища, которое оказалось поврежденным во время поимки животного. Эти сигаровидные яйца очень похожи на яйца *Siboglinum* (рис. 1*а*). У них различаются выпуклая и вогнутая

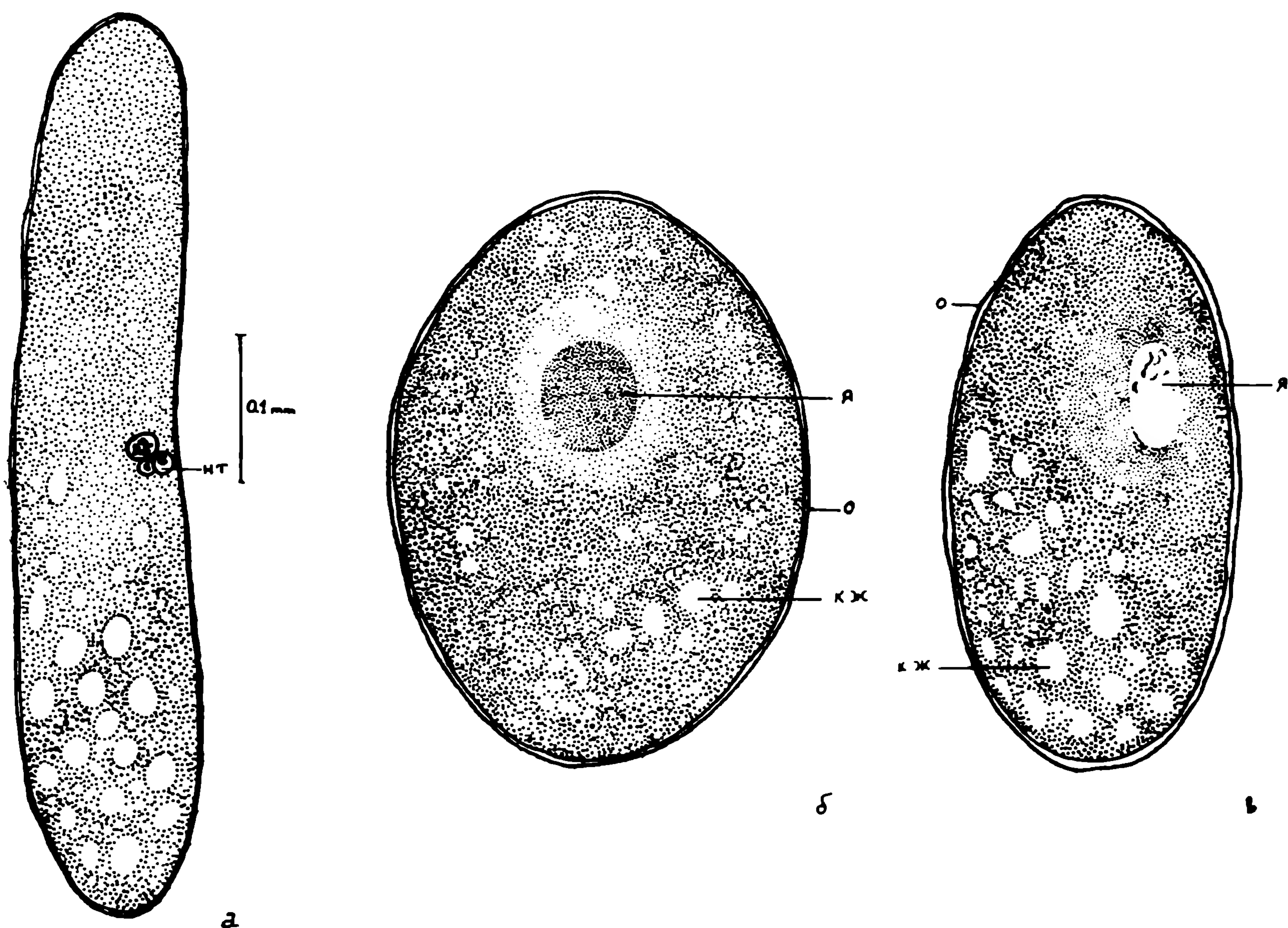


Рис. 1. Яйца *N. murmanicum.*

а — зрелое, но неоплодотворенное яйцо из яйцевода самки; *б* — оплодотворенное яйцо из переднего отдела трубки; *в* — сагиттальный срез через оплодотворенное яйцо, показывающий градиент в распределении жировых включений; *кж* — капли жира; *нт* — направительные тела; *о* — оболочка; *я* — ядро.

стороны. Размеры 0.6×0.1 мм. При обработке этих яиц по методу Фельгена у середины вогнутой поверхности были обнаружены три направительных тельца. Таким образом, оказалось, что созревание яиц у *N. murmanicum* завершается в яйцеводах, до откладки их самкой в передний отдел трубки. Бакке (Bakke, 1976) наблюдал, что яйца, извлеченные из яйцеводов самки *S. fiordicum,* приступают к дроблению без искусственного оплодотворения. Сопоставление этих фактов позво-

ляет продположить, что оплодотворение у погонофор может происходить в половых путях самки.

Яйца, отложенные в передний конец трубки и оплодотворенные, короче и шире неоплодотворенных и имеют правильную овоидную форму. Размеры их 0.4×0.25 мм. Анимальная поверхность маркирована направительными тельцами и положением ядра. Дейтоплазма хорошо развита и состоит из плотных желточных зерен и капель жира. Желточные зерна (2—3 мкм в диаметре) представляют собой белково-углеводный комплекс и дают положительную окраску по методу Гочкисса и бромфеноловым синим по Пирсу. Капли жира, чернящиеся суданом Б, сосредоточены главным образом в вегетативной половине яйца, причем на заднем конце его могут достигать особенно крупных размеров (до 15 мкм в диаметре) (рис. 1*б, в*). Таким образом, яйца у *N. murmanicum,* также как у *S. caulleryi* и *S. fiordicum* (Иванов, 1975а, б; Bakke, 1976), обладают билатеральной симметрией и имеют две проморфологические оси — анимально-вегетативную, определяемую положением ядра и направительных телец, а также характером первых делений (см. ниже), и передне-заднюю, обусловленную полярностью в распределении дейтоплазматических включений.

Стадия 2-х бластомеров

Граница между первыми двумя бластомерами проходит через анимально-вегетативную ось, а по отношению к длинной оси яйца — косо в направлении спереди — справа назад — налево, если рассматривать эмбрион с анимальной стороны (рис. 2*а*). Анимальная поверхность хорошо идентифицируется по положению ядер, окруженных мелкозернистой цитоплазмой. Передний бластомер *AB* по размерам несколько уступает заднему и почти лишен крупных жировых включений, которые сосредоточены в заднем, более массивном бластомере *CD*. Сходное положение имеет граница между первыми двумя бластомерами у *Siboglinum fiordicum* (Bakke, 1976). У *S. caulleryi* (Иванов, 1975а) она рассекает яйцо также меридионально и косо, но в противоположном направлении, а именно, спереди — слева назад — направо.

Стадия 4-х бластомеров

Переход к 4-клеточной стадии происходит асинхронно. Каждый из бластомеров делится леотропно на две неравные по размерам клетки (рис. 2*б, в, г*). У *N. murmanicum,* также как у *S. caulleryi* и *Oligobrachia mashikoi* (Иванов, Гуреева, 1976), первым делится передний бластомер *AB* на крупный передний бластомер *B* и левый бластомер *A* меньших размеров. *CD* дает крупный задний бластомер *D,* богатый желточными включениями, и правый бластомер *C*, приблизительно равный по величине бластомеру *A*. Латеральные бластомеры *A* и *C* соприкасаются на анимальном полюсе, передний и задний *B* и *D* — на вегетативном, где они образуют полярную спайку (рис. 2в, г). Эта стадия имеет вид тетраэдра, характерного для дуэтного дробления. Если сравнивать взаимное положение четырех первых бластомеров даже у тех немногих видов погонофор, дробление которых известно, то намечается морфологический ряд, показывающий, как постепенно, вследствие удлинения яйца у погонофор развивается асимметрия в расположении бластомеров на 4-клеточной стадии дробления (рис. 3). У *O. mashikoi,* имеющей шаровидные яйца, латеральные бластомеры *A* и *C* лежат симметрично относительно медианной плоскости зародыша, и билатеральная симметрия в строении зародыша проявляется лишь в более крупном размере переднего бластомера *B,* содержащего наи-

большее количество активного формообразовательного материала (рис. 3*а*). У *N. murmanicum* яйца удлиняются и приобретают эллипсоидальную форму. У этого вида на 4-клеточной стадии левый бласто-

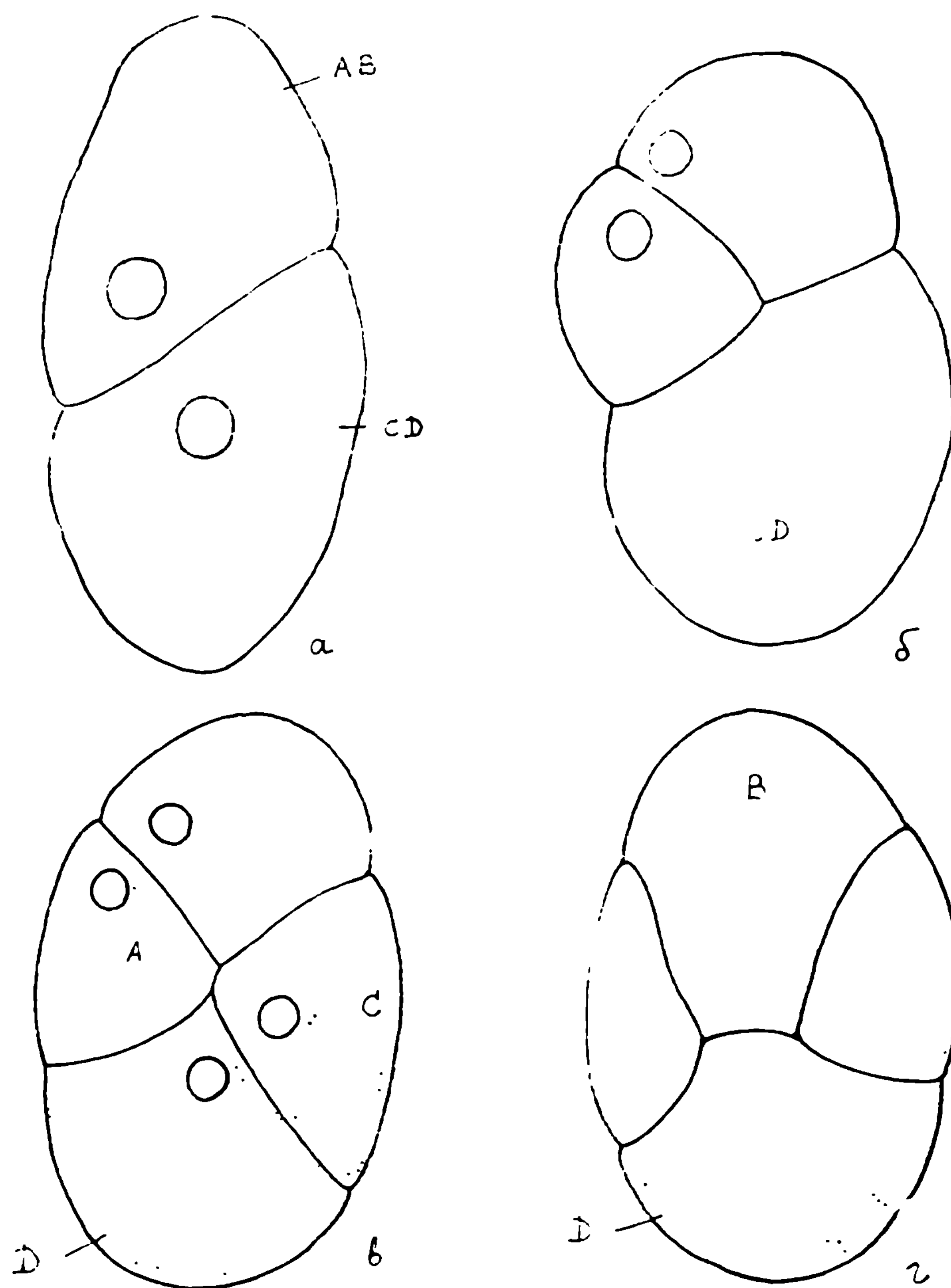


Рис. 2. Стадии 2- и 4-клеточных зародышей у *N. murmanicum*.
а — стадия 2-х бластомеров; *б* — стадия 3-х бластомеров; *в* — стадия 4-х бластомеров с анимальной стороны; *г* — тот же зародыш с вегетативной стороны.

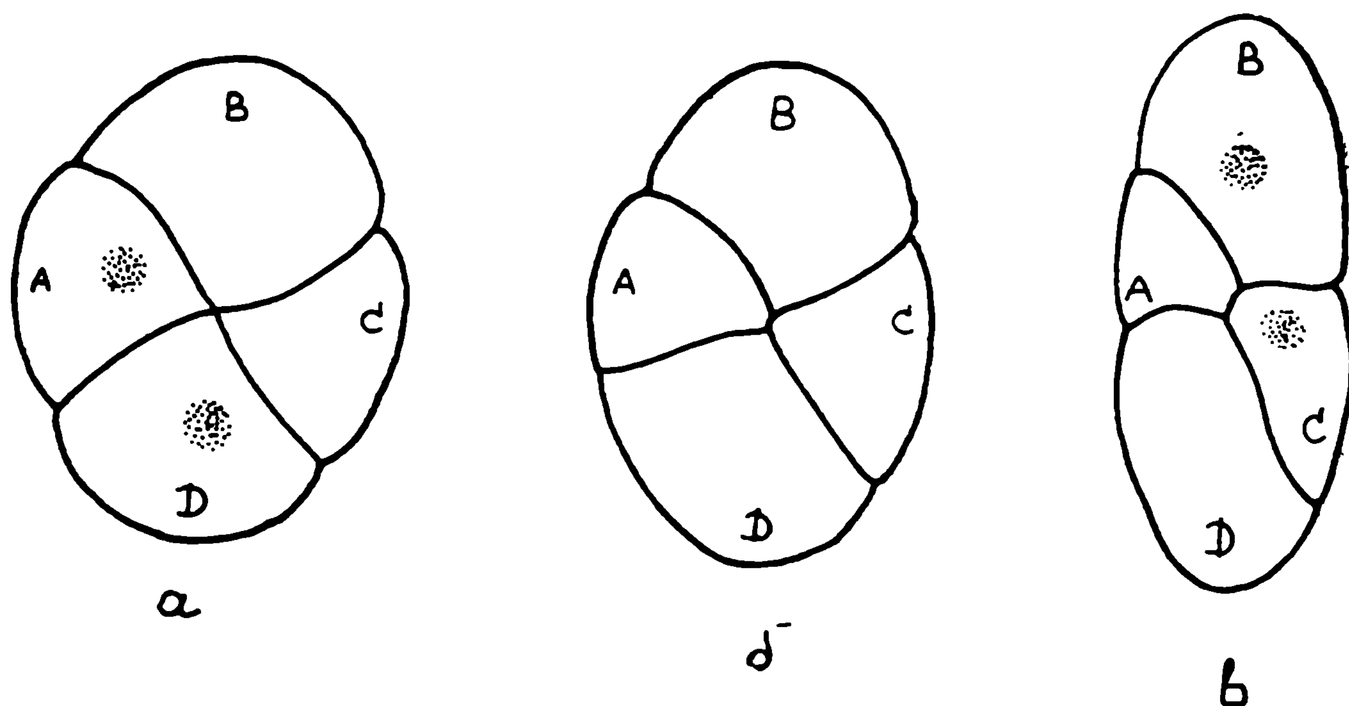


Рис. 3. 4-клеточные зародыши у разных видов погонофор.
а — *Oligobrachia mashikoi*; *б* — *N. murmanucum*; *в* — *Siboglinum fiordicum*.

мер *А* несколько смещен вперед, а правый бластомер *С* — назад, что нарушает радиальную симметрию зародыша (рис. 3*б*). Еще значительнее тенденция к смещению этих бластомеров проявляется у обоих видов *Siboglinum* с сигаровидными вытянутыми яйцами, особенно ярко она выражена у *S. fiordicum* (рис. 3*в*).

Стадии 26- и 28-клеточных зародышей

Эти зародыши представляют собой морулы овоидной формы (рис. 4*а*, *б*, *в*). Анимальная поверхность уплощенная, вегетативная — более выпуклая. Полость дробления отсутствует. Передне-задний градиент в распределении желтка сохраняется. Так как в нашем материале все промежуточные стадии между 4-клеточными и 26-клеточными зародышами отсутствовали, то судить о характере раннего дробления у *N. murmanicum* оказалось возможным только из сопоставления 26- и 28-клеточных зародышей с соответствующими стадиями *S. fiordicum* (рис. 5*а*, *в*, *в*, *г*), которые уже описаны Бакке (Bakke, 1976). Наблюдая последовательные стадии развития у этого вида, Бакке показал, что раннее дробление погонофор, вплоть до отделения 3-го квартета, имеет явные

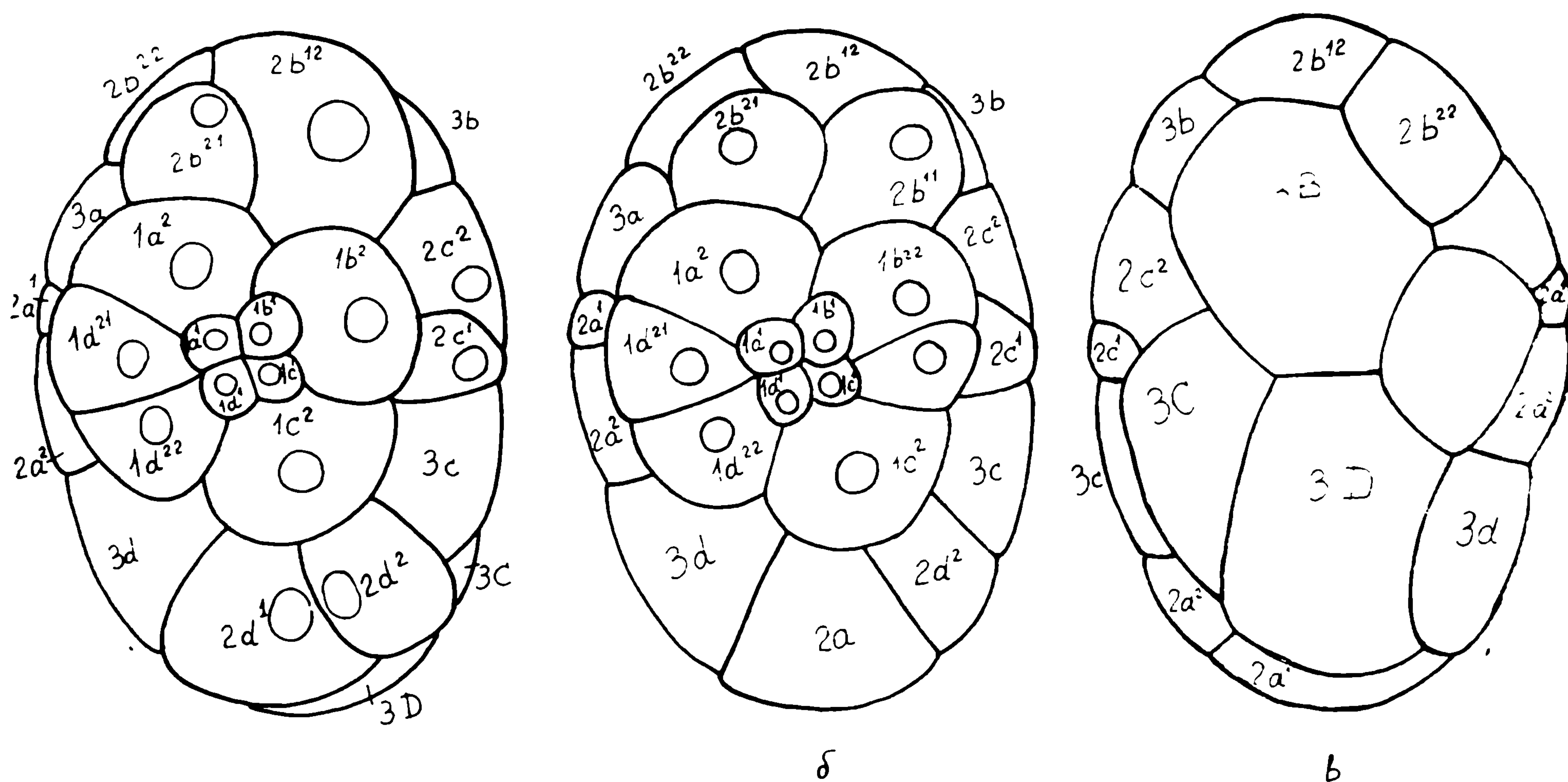


Рис. 4. Стадии 26- и 28-клеточных зародышей *N. murmanicum*.

а — 26-клеточный зародыш с анимальной стороны; *б* — 28-клеточный зародыш с анимальной стороны; *в* — тот же зародыш с вегетативной стороны.

черты спирального. Сравнение 26- и 28-клеточных зародышей *N. murmanicum* с более ранними 4-клеточными дало возможность определить у них границы квадрантов. Зародыши *N. murmanicum* из 26- и 28 клеток очень сходны с 30-клеточными эмбрионами *S. fiordicum* (рис. 5*в*, *г*) и состоят из трех квартетов микромеров и основного квартета макромеров (3*A*—3*D*), который занимает почти всю вегетативную поверхность зародыша. Микромеры 2-го и 3-го квартетов, относящиеся к квадрантам *A* и *C*, занимают боковое положение и видны как с анимальной, так и вегетативной стороны. Микромер 3*b* и потомки бластомера 2*b* образуют передний конец зародыша, а микромеры $2d^1$ и $2d^2$ лежат на анимальной стороне в задней части эмбриона. Микромер 3*d* у *N. murmanicum* расположен иначе, чем у *S. fiordicum*. У последнего он занимает переднее положение относительно 3*D*, врезаясь между макромерами основного квартета, в результате чего разрывается контакт между 3*D* и 3*A*, и нарушается полярная спайка (рис. 5*г*). У *N. murmanicum* 3*d* примыкает к бластомеру 3*D* слева, и макромеры расположены, как обычно при спиральном дроблении (рис. 4*в*). Центральный район анимальной поверхности эмбриона у *N. murmanicum* занимают микромеры, производные 1-го квартета. На 26-клеточной стадии их 9, на 28-клеточной — 10. В расположении этих клеток проявляется четкая радиальная симметрия, характерная для спирального дробления, которая отсутствует в расположении гомологичных клеток у *S. fiordicum* и *S. caulleryi* (рис. 5*в*, *ж*). Четыре маленькие клетки

($1a^1$ — $1b^1$) лежат крест-накрест на анимальном полюсе и представляют собой сестринские бластомеры клеток $1a^1$ — $1d^2$, причем у 26-клеточного зародыша $1d^2$ уже поделилась на $1d^{21}$ и $1d^{22}$, у 28-клеточного зародыша

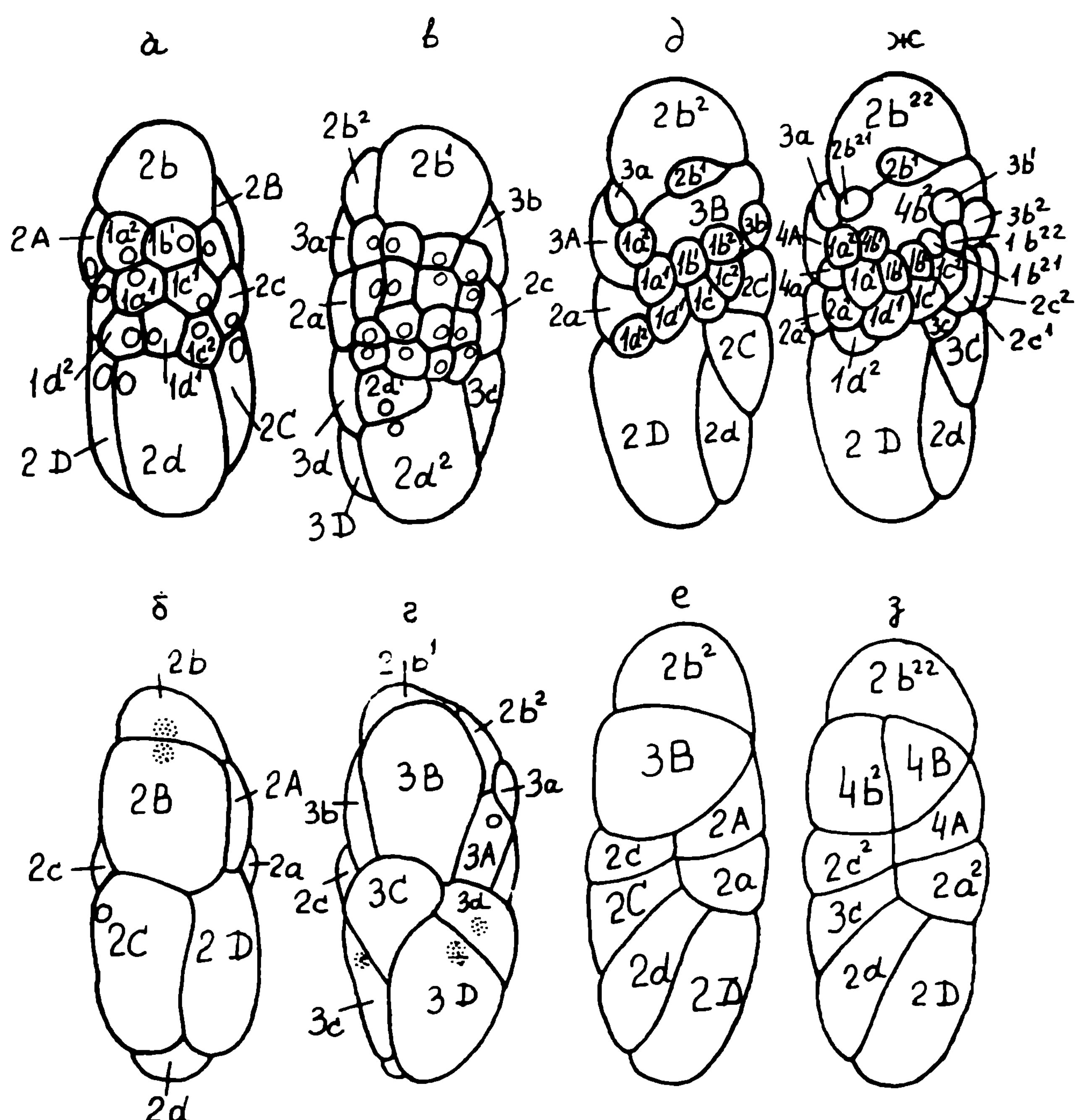


Рис. 5. Дробление *Siboglinum fiordicum* (Bakke, 1976) и *S. caulleryi* (Иванов, 1977).

Верхний ряд — с анимальной стороны; нижний ряд — с вегетативной стороны; *а, б, в, г* — 16- и 30-клеточные зародыши *S. fiordicum; д, е, ж, з* — 19- и 29-клеточные зародыши *S. caulleryi.*

поделилась также и клетка $1b^2$ (рис. 4*б*). Сравнение этих стадий дробления с 4-клеточной показывает отчетливое дексиотропное смещение микромеров 1-го квартета так же, как это имеет место у *S. fiordicum* по наблюдениям Бакке (Bakke, 1976). Четыре маленькие анимальные клетки отделились от сестринских бластомеров леотропно.

Стадия 44-клеточных зародышей

Сравнение этой стадии развития с двумя предыдущими показывает, что она достигается главным образом благодаря интенсивному делению клеток 2-го и 3-го квартетов микромеров (рис. 6*а, б*). Бластомер $2b^1$, занимающий в зародыше переднее положение (рис. 4), дает бластомер $2b^{11}$, лежащий на анимальной стороне зародыша, и клетку $2b^{12}$, которая в свою очередь детился на переднюю клетку $2b^{12a}$ и заднюю $2b^{12p}$. Клетки $2a^1$, $2a^2$, $3a$ и $3b$ пока остались неразделенными. Квадрант *C* 2-й генерации микромеров представлен тремя клетками $2c^1$, $2c^{21}$ и $2c^{22}$, $3c$ также разделилась на клетки $3c^1$ и $3c^2$. Потомки $2d$ представлены к этому времени пятью клетками, и на такое же количество клеток разделился бластомер $3d$. В первом квартете микромеров произошли дексиотропные деления двух клеток: $1a^2$ разделилась на $1a^{21}$ и $1a^{22}$, а $1c^2$ — на $1c^{21}$ и $1c^{22}$. Первый квартет микромеров представлен на этой стадии 12-ю клетками. Эта 12-клеточная пластинка, занимающая центр анимальной поверхности, по взаимному расположению бластомеров очень напоминает розетку, крест и промежуточные клетки у зародышей Trochozoa. Однако совершенно ясно, что эти клетки не экви-

валентны клеткам розетки и креста у аннелид и моллюсков. У последних розетка и крест образуются после трех или четырех делений микромеров 1-го квартета, тогда как у погонофор подобное правильное

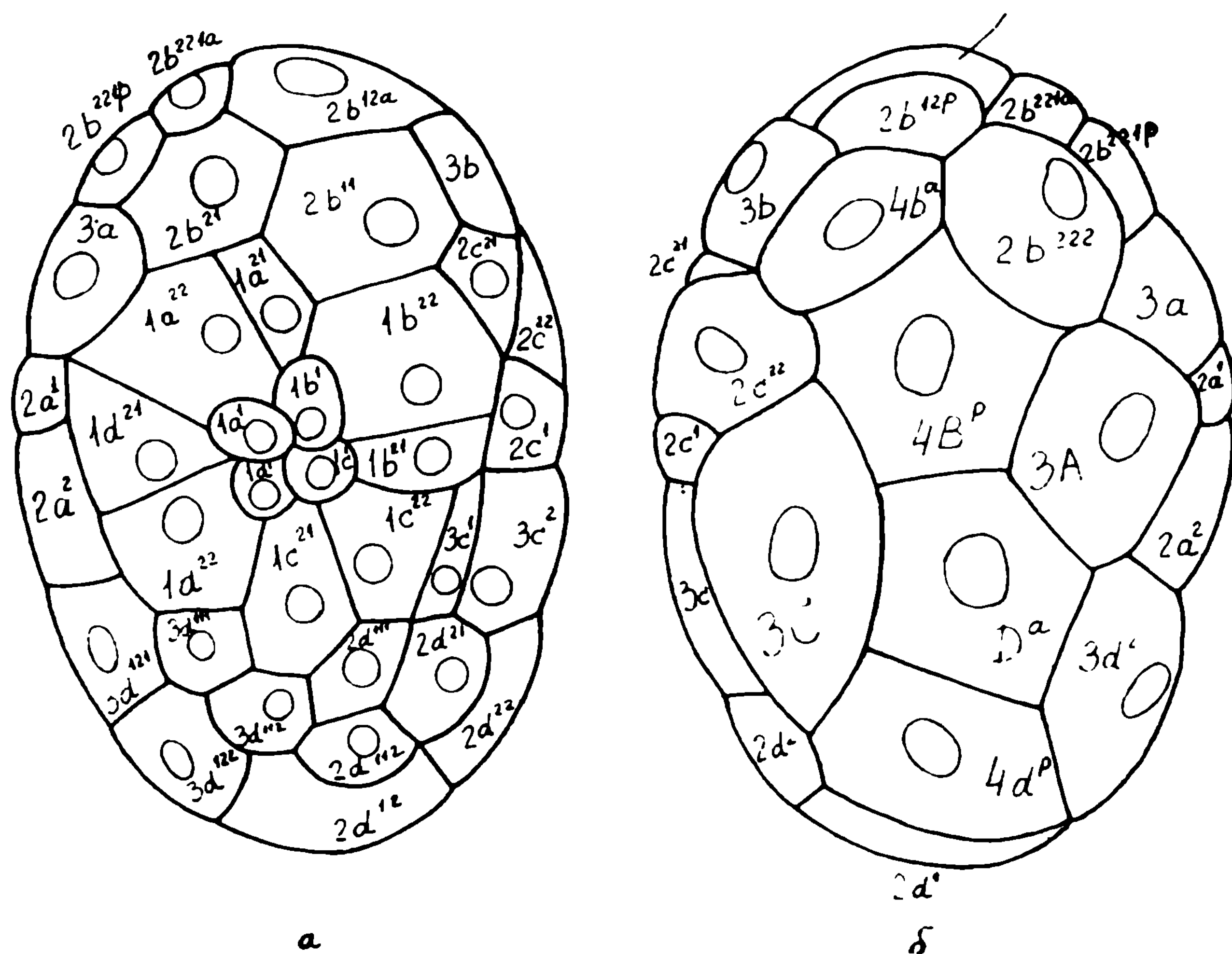


Рис. 6. 44-клеточный зародыш *N. murmanicum*.
а — с анимальной стороны; *б* — с вегетативной стороны.

радиально-симметричное расположение клеток на анимальном полюсе возникает после 1-го деления соответствующих микромеров. При последующем размножении клеток 1-го квартета радиальная симметрия в расположении клеток на анимальной поверхности нарушается

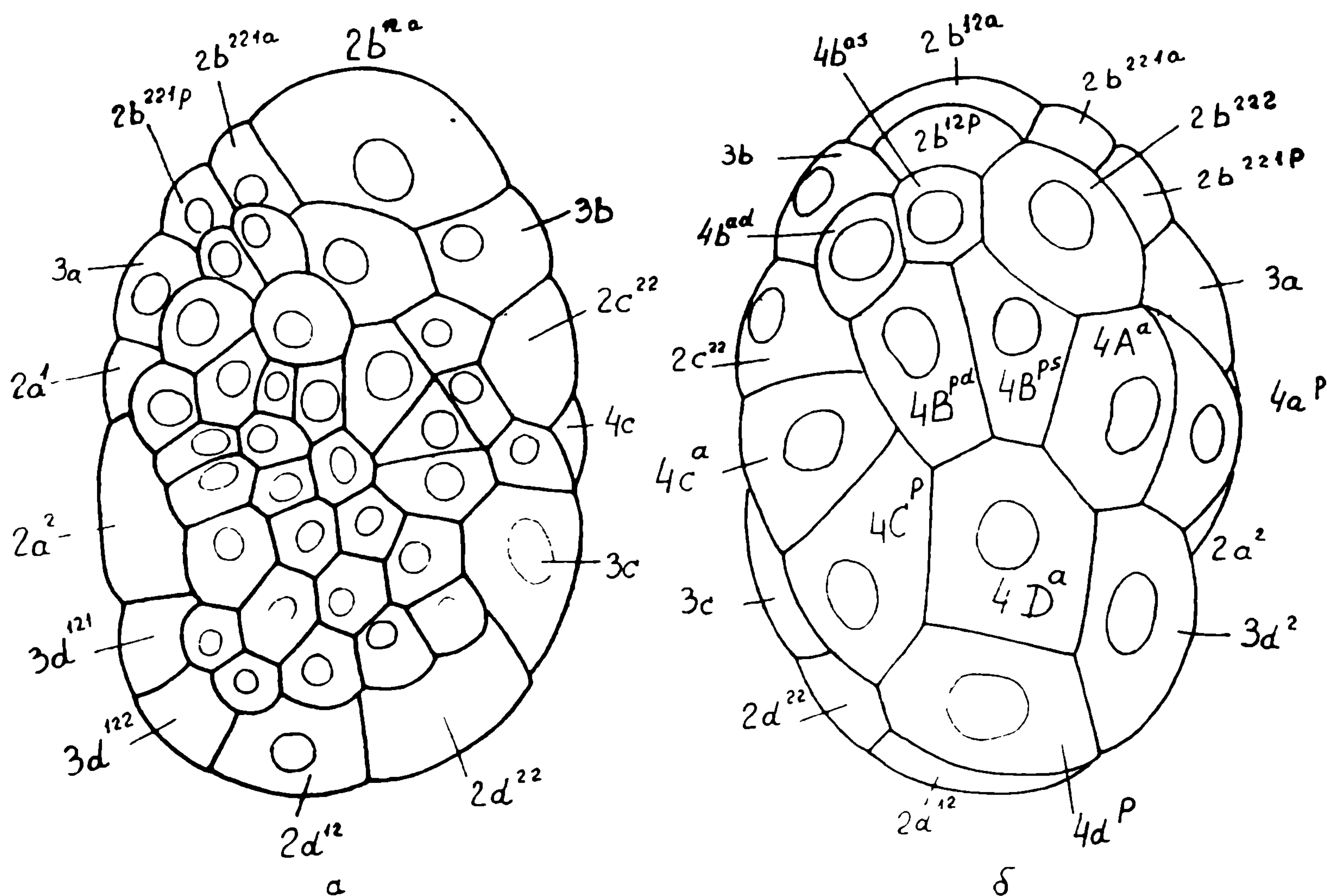


Рис. 7. 55-клеточный зародыш *N. murmanicum*.
а — с анимальной стороны; *б* — с вегетативной стороны.

(рис. 7*а*). По данным Бакке и Иванова, микромеры 1-го квартета у *S. fiordicum* и *S. caulleryi* никогда не образуют фигуру, напоминающую розетку и крест. Как известно, у Trochozoa за счет клеток розетки и креста в итоге формируется апикальный орган трохофоры. У погонофор, по данным Иванова (1975а, б), клетки 1-го квартета микромеров становятся спинной эктодермой переднего отдела тела зародыша.

Таким образом, «розетка» и «крест» у Pogonophora отличаются от розетки и креста настоящих Spiralia по проспективному значению и, по-видимому, возникли независимо. В то время как расположение микромеров на анимальной стороне зародыша подчиняется правилам радиальной симметрии, деление макромеров на вегетативной стороне зародыша происходит уже не по правилам спирального дробления. $3B$ делится на переднюю клетку $4b^a$ и заднюю $4B^p$, а макромер $3D$ — на переднюю клетку $4D^a$ и заднюю $4d^p$. Такое деление макромеров $3B$ и $3D$ представляет собой первый шаг к установлению билатеральной симметрии зародыша. $3C$ и $3A$ на этой стадии еще не разделились (рис. 6*б*).

Стадия 55-клеточных зародышей (рис. 7*а, б*)

Размножение клеток 1-го и 2-го квартетов происходит так интенсивно, что без наблюдения этого процесса на живых эмбрионах трудно безошибочно идентифицировать микромеры анимальной пластинки. Можно только отметить, что радиальная симметрия в их расположении утрачивается, и зародыш по строению анимальной поверхности приобретает сходство с соответствующими зародышами *S. fiordicum* и *S. caulleryi* (рис. 5, рис. 7*а*). Однако сравнение этой стадии с 44-клеточной (рис. 6*б*) позволяет проследить судьбу макромеров. Макромеры $3A$ и $3C$ у 55-клеточных эмбрионов разделились не по правилам спирального дробления: $3A$ — на переднюю клетку $4A^a$ и заднюю — $4a^p$; а $3C$ — на переднюю $4C^a$ и заднюю — $4c^p$. На правую и левую клетки поделились также макромер $4B^p$ и микромер $4b^a$. Таким образом, при отделении 4-го квартета микромеров спиральный характер дробления окончательно нарушается.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время доказано, что дробление погонофор представляет собой модификацию спирального дробления (Bakke, 1976; Иванов, 1977; Иванова-Казас, 1977), и высказано предположение о его возникновении на основе примитивного гомоквадрантного недетерминированного спирального дробления, свойственного общим предкам всех целомических животных (Иванов, 1977). Дробление *N. murmanicum*, представителя примитивного семейства погонофор, действительно, характеризуется признаками типичного спирального дробления. Во-первых, на стадии четырех клеток бластомеры A и C испытывают леотропное смещение к анимальному полюсу. Кстати, то же самое происходит и у другого представителя этого семейства — *Oligobrachia mashikoi* (Иванов, Гуреева, 1976). Во-вторых, три квартета микромеров отделяются у *N. murmanicum* по правилам спирального дробления, т. е. с чередованием леотропных и дексиотропных делений, и только при шестом делении, когда образуется 4-й квартет микромеров, дробление утрачивает характер спирального и становится билатеральным. В случаях более специализированного дробления билатеризация наступает еще раньше. У *S. fiordicum* нарушение правил спирального дробления происходит при отделении 3-го квартета ($3d$ ложится впереди макромера $3D$, что нарушает единство основного квартета, а у *S. caulleryi* уже 1-й квартет не испытывает дексиотропного смещения. Вместе с тем, дроблению *N. murmanicum*, как и других изученных в этом отношении погонофор, присущи специфические особенности. Это, во-первых, билатерально-симметричная организация яйца, обусловленная наличием двух пересекающихся осей (анимально-вегетативной и передне-задней) и, во-вторых, преобладание на 4-клеточной стадии переднего бластомера B. Последнее связано с усилением морфогенетических потенций

этого бластомера и его особой ролью в развитии у погонофор (Иванов, 1977). Хотя каждый из этих признаков в отдельности может присутствовать в развитии тех или иных групп Protostomia, только у погонофор они встречаются одновременно. Можно предположить, что эти черты свойственны типу погонофор в целом и характеризуют развитие этих животных.

У *N. murmanicum* анимально-вегетативная ось сохраняет значение главной оси дробления в течении первых пяти делений, и только микромеры 4-го квартета располагаются симметрично относительно переднезадней оси. Как уже отмечалось, у *S. fiordicum* черты билатеральной симметрии проявляются при четвертом, а у *S. caulleryi* уже при третьем делении. Принято считать, что билатеральность дробления погонофор связана с удлинением яиц, объясняемым, в свою очередь, накоплением в них желтка и развитием в трубках. Однако было обнаружено, что черты билатеральности проявляются уже при дроблении шаровидных яиц *O. mashikoi* (Иванов, Гуреева, 1976). В этой связи кажется более вероятным, что билатеральность возникает как результат эмбрионизации проморфологических отношений взрослых форм и служит предпосылкой для возникновения удлиненных яиц. Иванова-Казас (1977а) подчеркнула, что при типичном спиральном дроблении медианная плоскость, определяющая билатеральную симметрию зародыша, всегда проходит через микромеры *b* и *d* четных квартетов. У погонофор усиление гетераксонии яиц связано с удлинением их переднезадней оси, что приводит к необходимости закрепления макромеров *B* и *D* на переднем и заднем концах зародыша. В связи с этим развивается асимметрия в положении макромеров *A* и *C*, которая особенно сильно выражена у плагиаксонных яиц *Siboglinum*. Четкое закрепление границ квадрантов влечет за собой билатеризацию нечетных квартетов. Действительно, у *S. fiordicum* правила спирального дробления нарушаются при отделении 3-го, а у *S. caulleryi* — уже 1-го квартетов микромеров.

ЛИТЕРАТУРА

Бубко О. В., Миничев Ю. С. Нервный аппарат *Nereilinum murmanicum* Ivanov и систематическое положение Pogonophora. — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 9, с. 1277—1287.

(Иванов А. В.) Ivanov A. V. Pogonophora. London: Academic Press, 1963. — 499 p.

Иванов А. В. Наблюдения над эмбриональным развитием Pogonophora. Сообщение 1. Развитие зародыша и личинки. — Зоол. ж., 1975а, т. 54, вып. 7, с. 973—993.

Иванов А. В. Наблюдения над эмбриональным развитием Pogonophora. Сообщение 2. О систематическом положении Pogonophora. — Зоол. ж., 1975б, т. 54, вып. 8, с. 1125—1139.

Иванов А. В. О происхождении Coelomata. — Ж. общ. биол., 1975в, т. 36, № 5, с. 643—653.

Иванов А. В. Особенности спирального дробления у Pogonophora. — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 7, с. 973—981.

Иванов А. В., Гуреева М. А. О дроблении яйца у *Oligobrachia mashikoi* Imajima (Pogonophora). — Докл. АН СССР, 1976, т. 227, № 6, с. 1493—1495.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. — М.: Наука, 1977а. — 312 с.

Иванова-Казас О. М. Анализ раннего развития ракообразных. II. Проблема эволюции процессов дробления. — Биол. моря, 1977б, № 3, с. 3—13.

Ливанов Н. А., Порфирьева Н. А. Организация погонофор. — Тр. Общ. естествоисп. Казанск. ун-та, 1962, т. 65, с. 102—120.

Ливанов Н. А., Порфирьева Н. А. Об «аннелидной гипотезе» происхождения погонофор. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 2, с. 161—168.

(Ливанов Н. А., Порфирьева Н. А.) Liwanow N. A., Porfirjewa N. A. Die Organisation der Pogonophoren und deren Beziehungen zu den Polychäten. — Biol. Zbl., 1967, Bd 86, Hf. 2, S. 177—204.

Bakke T. The early embryos of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) reared in the laboratory. — Sarsia, 1976, vol. 60, p. 1—12.

Nørrevang A. On the embryology of *Siboglinum* and its implications for the systematic position of the Pogonophora. — Sarsia, 1970a, vol. 42, p. 7—16.
Nørrevang A. The position of Pogonophora in the phylogenetic system. — Z. zool. Syst. und Evolutionforsch., 1970b, Bd 8, Hf. 3, S. 161—172.
Southward E. C. Recent research on the Pogonophora. — Oceanogr. mar. biol. ann. rev., 1971, vol. 9, p. 193—220.
Southward E. C. Pogonophora. — Reproduct. marine Invertebr., 1975, vol. 2, p. 129—156.
Van der Land J., Nørrevang A. Structure and relationships of *Lamellibrachia* (Annelida, Vestimentifera). —Biol. skr. Kgl. danske. vidselskab., 1977, Bd 21, N 3, p. 1—153.
Webb M. The morphology and formation of the pogonophoran tube and its value in systematics. — Z. zool. Syst. und Evolutionforsch., 1971, Bd 9, Hf. 3, S. 169—181.

ИССЛЕДОВАНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ *DINOPHILUS VORTICOIDES* O. SCHMIDT С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Ю. В. Мамкаев, Р. В. Селиванова

Изучение динофилид необходимо, прежде всего, для развития представлений о возникновении целома и для выяснения филогенетических отношений между основными группами трохофорных животных. Относительно природы динофилид существуют две основные точки зрения: одни считают их упрощенными полихетами (см., напр., Nelson, 1907; Ливанов, 1940, 1955; Beauchamp, 1959; Беклемишев, 1964; Иванов А. В., 1976; Иванова-Казас, 1977; Akesson, 1977), другие рассматривают как примитивных животных, близких к исходным аннелидам, и склонны выделять в самостоятельный класс (см., напр., П. П. Иванов, 1928, 1937; Ruebush, 1940; А. В. Иванов, 1958; Ruttner-Kolisko, 1963; Свешников, 1967, 1978; Милейковский, 1968; Бубко, 1973; Вагин, 1976). Для решения этой проблемы нужны детальные морфологические исследования с применением электронной микроскопии. Однако данные по ультратонкой структуре динофилюсов весьма скудны (Brandenburg, 1970a, b; Маликова, 1977). В данном сообщении излагаются некоторые результаты такого рода работ, ведущихся в Лаборатории эволюционной морфологии ЗИН АН СССР. В узких рамках этой статьи мы не ставим перед собой цель дать подробное описание организации динофилюса, а обращаем внимание лишь на некоторые особенности, интересные, на наш взгляд, в сравнительно-анатомическом отношении.

Материал собран на Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР (губа Чупа, мыс Картеш). Динофилюсы исследовались в живом состоянии, окрашивались витальными красителями, фиксировались для световой и электронной микроскопии. Для изучения животных со световым микроскопом использовались фиксаторы Буэна и Ценкера с последующей окраской парафиновых срезов азокармином или железным гематоксилином по методам Гейденгайна.

Для электронномикроскопических исследований применялись две фиксации: 1) 2% OsO_4 на морской воде, 2) 2,5% глутаральдегидом на 0,1 М какодилатном буфере (PH=7,4) с постфиксацией 1% OsO_4 на том же буфере. После заливки животных в эпон или аралдит изучались серии полутонких срезов, выполненных на ультратоме LKB-III и окрашенных толуидиновым синим. Тонкие срезы исследовались в электронном микроскопе «Tesla» BS-613.

Наш объект мы рассматриваем как *Dinophilus vorticoides* O. Schmidt, 1848, который характеризуется наличием 6 сегментов и 12 ресничных колец. Так же определили беломорских динофилюсов В. М. Шимкевич (Schimkewitsch, 1895) и А. В. Иванов (1958). Г. П. Короткова и А. В. Шиффер (1950), работавшие в том же месте, что и

А. В. Иванов (Гридино), описали свой объект как *Dinophilus taeniatus* Harmer, 1889. Однако они также отмечают у него наличие 12 ресничных колец, отличающих *D. vorticoides*. И. Г Маликова (1971, 1973, 1975, 1977), работавшая на баренцевоморских динофилюсах в Дальних Зеленцах, считает их *D. taeniatus* и отмечает у них 5 сегментов и 10 ресничных колец, что свойственно этому виду. Так же определяли баренцевоморских динофилюсов П. В. Ушаков (1925), Е. Ф. Гурьянова с соавторами (1928), А. В. Иванов (1941). Следует отметить также, что жизненный цикл беломорских и баренцевоморских динофилюсов обнаруживает сезонные различия (Короткова, Шиффер, 1950, данные которых совпадают с нашими, Маликова, 1977). Таким образом, имеющиеся сведения позволяют полагать, что в Белом море обитает *D. vorticoides*, а в Баренцевом — *D. taeniatus*.

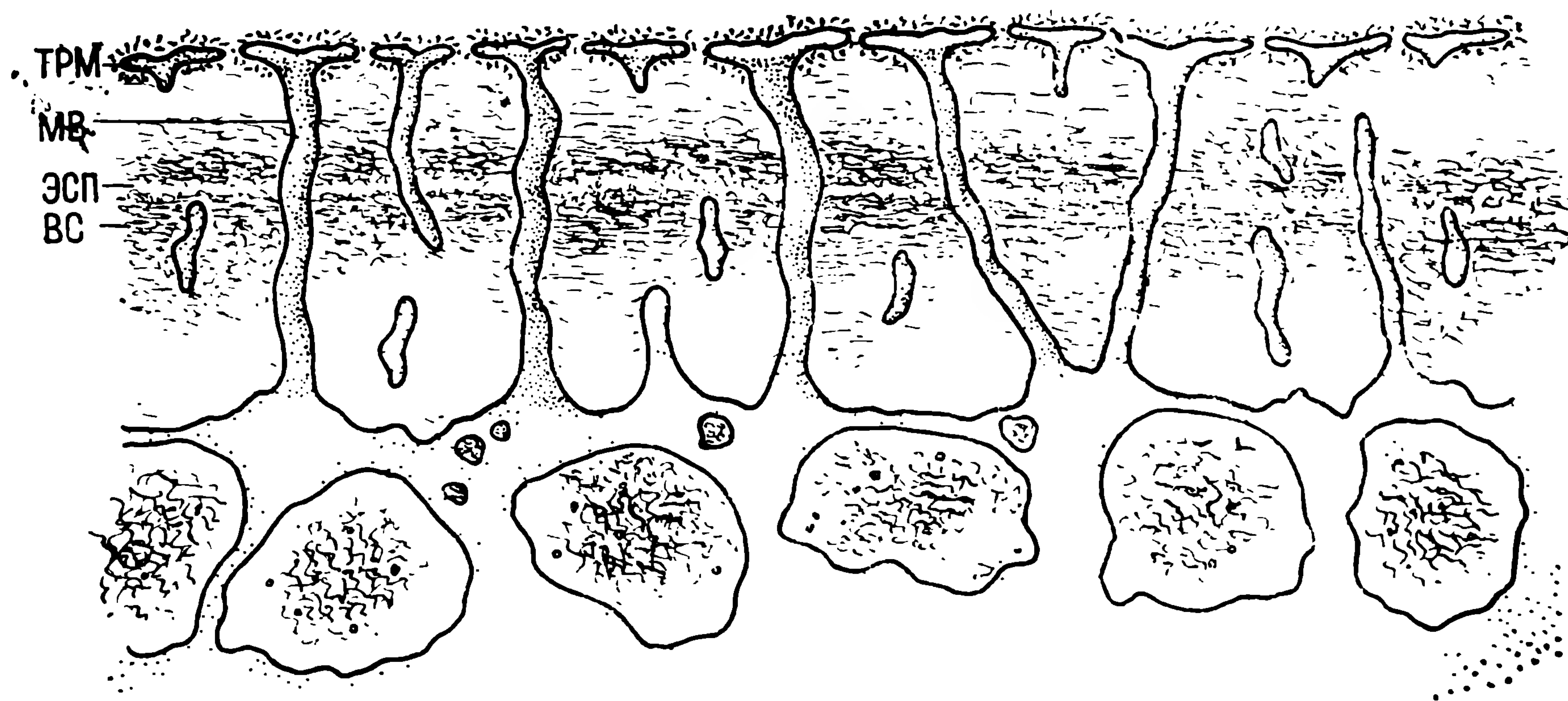


Рис. 8. *Dinophilus vorticoides*. Схема строения поверхности эпидермиса.

вс — волокнистая субстанция; *мв* — микровилли; *трм* — терминальное расширение микровиллей; *эсп* — электронно-светлая прослойка.

Эпидермис. Значительная часть эпидермиса динофилюса представлена мерцательным эпителием. Это, прежде всего, довольно широкая вентральная мерцательная полоса. Она тянется от околоротовой области, ресничный покров которой переходит в мерцательный эпителий ротовой полости и передней кишки, до оттянутого в виде короткого хвостика заднего конца тела, одетого мерцательным эпителием. Шесть пар ресничных поясков, отвечающих шести метамерным отделам, также связаны с вентральной мерцательной полосой. Кроме того, по всему телу рассеяны сенсиллы — пучки ресничек и одиночные жгуты. Наиболее развиты они на переднем и заднем концах тела. В области вентральной мерцательной полоски ресничный покров не сплошной, что отмечал еще В. М. Шимкевич (1895). Площадки без ресничек имеются не только над секреторными включениями, но и там, где они отсутствуют. С помощью электронного микроскопа обнаружены также одиночные жгуты, окруженные венчиком из микровиллей. Эти образования напоминают элементы хоаноцитов и хоаноцитоподобных клеток, отмеченные у ряда беспозвоночных (рис. 1, вклейка).

Апикальная поверхность эпидермальных клеток динофилюса снабжена микровиллями, которые, образуя грибовидные или лопастные расширения, дают почти сплошной слой. Под этой своеобразной кровлей, несколько отступя от нее, залегает тонковолокнистая субстанция, которая в направлении к поверхности эпидермиса становится более рыхлой (рис. 2, вклейка, 8). Обычно снаружи она образует хорошо вы-

раженный уплотненный слой, в котором иногда различима электронно-светлая прослойка. Вокруг терминальных расширений микровиллей также можно наблюдать волокнистую субстанцию. Эта обкладка из волокнистой субстанции выглядит по-разному даже у одного и того же экземпляра, и на одном срезе она может залегать на разном расстоянии от поверхности клеток. Этот покров одевает все тело, включая и области с ресничным эпителием, причем ресничные клетки не лишены упомянутых микровиллей. При азановой окраске по Гейденгайну этот наружный слой красится в синий цвет (Маликова, 1977) и дает реакцию на мукополисахариды. Бранденбург (Brandenburg, 1970b) и Ригеры (R. M. Rieger a. J. E. Rieger, 1976), исследовавшие данное образование, рассматривают его как кутикулу. Однако приведенная выше картина создает впечатление, что у динофилюса до настоящей кутикулы дело еще не доходит. Собственно говоря, мы сталкиваемся здесь со своеобразной, обволакивающей тело червя обкладкой, выделяемой поверхностью эпидермальных клеток и их выростами. Это, по сути дела, еще лишь подобие кутикулы, самая начальная ступень ее формирования («прокутикула»).

Боковые стенки эпителиальных клеток обычно довольно ровные, хотя могут быть и извилистыми. Базальные их концы — неправильной формы, выглядят растрепанными и, расходясь друг от друга, иногда дают значительные межклеточные промежутки. В наружном слое эпидермальных клеток обращают на себя внимание многочисленные вакуоли неправильной формы и разных размеров. Некоторые из них — с хлопьевидным содержимым, напоминающим тонковолокнистую субстанцию «прокутикулы». Таким образом, создается впечатление, что она формируется за счет опустошения этих вакуолей. В ресничных клетках подобные вакуоли не наблюдались. Эпидермальные клетки богаты митохондриями разных размеров и формы и содержат шероховатый эндоплазматический ретикулюм. Характерно, что он образует лопастной контур сложной конфигурации, в котором находится ядро с ядрышком (рис. 5, вклейка). Стенка этого своеобразного перикариона, имеющего значительную электронномикроскопическую плотность, образует впячивания, которые на срезах выглядят как мелкие включения, ограниченные мембраной. При микроскопировании живых экземпляров в эпидермисе различимы два типа включений. Это — оранжевые конкреции разных размеров и формы, и бесцветные, резко преломляющие свет стекловидные тельца, округлые или удлиненные. И те и другие рассеяны по всему телу. Особенно густо располагаются бесцветные тельца, которые, кроме того, образуют массу моруловидных скоплений, состоящих обычно из 4—8 отдельностей. В электронном микроскопе видно, что включения, идентичные бесцветным тельцам, встречаются в обычных покровных клетках, имеющих микроворсинки, слой волокнистой субстанции и вакуоли под поверхностью. Из этих включений складываются морулы, выходящие наружу. Содержащая их клетка явно перерождается, остаток ядра находится в базальной области клетки, примыкающей к секреторной моруле. По-видимому, обычные покровные клетки способны дифференцироваться в секреторные, причем секреция эта идет по голокриновому типу.

Рассматриваемая ситуация сравнима с теми многочисленными случаями у турбеллярий, когда в обычных эпидермальных клетках содержатся оформленные секреторные включения. Хорошо выраженные кожные железы имеются у динофилюса в ротовой области. Они характеризуются мощным развитием шероховатой эндоплазматической сети.

Исходя из вышеизложенного, мы приходим к выводу, что эпидермальным клеткам еще не свойственна узкая специализация: ресничные клетки образуют и грибовидные микровилли и волокнистую обкладку,

остальные клетки наряду с этой «прокутикулой» могут давать и оформленный секрет.

Между эпидермисом и подстилающими клетками залегает базальная мембрана различной толщины и плотности (рис. 4, вклейка). Красится она так же, как наружная обкладка эпидермиса, обнаруживая мукополисахаридную природу. И структура ее такая же тонковолокнистая, без фибриллярного компонента, как у наружной обкладки.

Нервные стволы. Нервные стволы динофилюса занимают интраэпителиальное положение, которое легко устанавливается благодаря тому, что базальная пластинка подстилает их изнутри (рис. 4). Кожная мускулатура, напротив, всегда субэпидермальна.

Нервные стволы состоят из отростков нервных клеток, содержащих митохондрии, пузырьки и нейротрубочки. Главные (латеральные) и лежащие между ними дополнительные стволы (см. Jägersten, 1944; Котикова, 1973) резко различаются по числу нервных отростков; кроме того, по ходу главных стволов наблюдались тесно примыкающие к ним тела нервных клеток. Подсчеты на сериях поперечных парафиновых срезов показывают, что тела нервных клеток, хотя и неравномерно распределены по ходу главных нервных стволов, все же различимы почти на каждом срезе (т. е. не все нервные клетки главных стволов собраны в метамерные ганглиозные скопления).

Выводные каналы протонефридиев. У молодых экземпляров, прижизненно окрашенных аммиачным кармином, хорошо видны шесть пар протонефридиев, которые располагаются и открываются вентролатерально. В эпидермальном слое при электронном микроскопировании были обнаружены конечные участки их выводных путей. На один из срезов попали два лежащих рядом участка одного и того же канала. Очевидно, они относятся к соседним петлям выводной трубки, но отличаются друг от друга по толщине, причем в меньшем, граничащем с базальной мембраной, на срезе видны 3, а в большем, располагающемся ближе к поверхности эпидермиса, 26 ресничек (основная масса их сконцентрирована у одной из стенок). В остальном, просвет заполнен микровиллеподобными включениями. Следует отметить при этом, что стенка канала ровная, отхождение микровиллей от нее видно только в местах, где в просвет открываются межклеточные щели, которые образовались благодаря тому, что стенка состоит из двух половинок, относящихся к двум клеткам (рис. 9). По ходу щелей встречаются расширения, заполненные микровиллеподобными выпячиваниями. Эти «клубки мембран» встречаются и в местах, где щель открывается за пределы канала. Напрашивается мысль, что по этим щелям просачивается жидкость, которая подвергается обработке находящимися на ее пути микровиллями. В стенках канала найдены вакуоли с хлопьевидным содержимым, которые тяготеют к щелевидным проходам. Обнаружен также примыкающий к базальной пластинке участок канала, просвет которого был заполнен 16 ресничками. Создается впечатление, что реснички отходят от стенок канала пучками. По-видимому, отдельные ресничные клетки располагаются по ходу выводной трубки. Реснички, отходящие от стенок выводного канала, отмечены у *Dinophilus gyrociliatus* (Brandenburg, 1970a). Эта особенность представляется нам весьма примитивной для протонефридиальной системы. Благодаря ей и наличию циртоцитов протонефридии динофилюса, на наш взгляд, существенно отличаются от протонефридиев полихет с их соленоцитами и выводными путями, лишенными ресничек.

Кожная мускулатура. Под эпидермальным слоем располагается кожная мускулатура, представленная кольцевыми и продольными мышечными волокнами (рис. 4). И те и другие не составляют сплошного слоя, а разрозненны или образуют отдельные пучки. Два наиболее развитых продольных пучка проходят по вентральной стороне

тела вдоль главных нервных стволов. Продольные мышечные волокна прослеживаются и вблизи дополнительных нервных стволов. По бокам тела и на дорсальной стороне продольные мышцы редкие и тонкие. Кольцевая мускулатура сопровождает, в основном, ресничные полоски. Кольцевые волокна располагаются непосредственно под базальной мембраной. Продольные волокна также нередко граничат с базальной мембраной, но могут проходить и несколько глубже, будучи отделенными от нее либо кольцевыми волокнами, либо клетками паренхимы. В некоторых местах базальная мембрана образует выпячивания, вдаю-

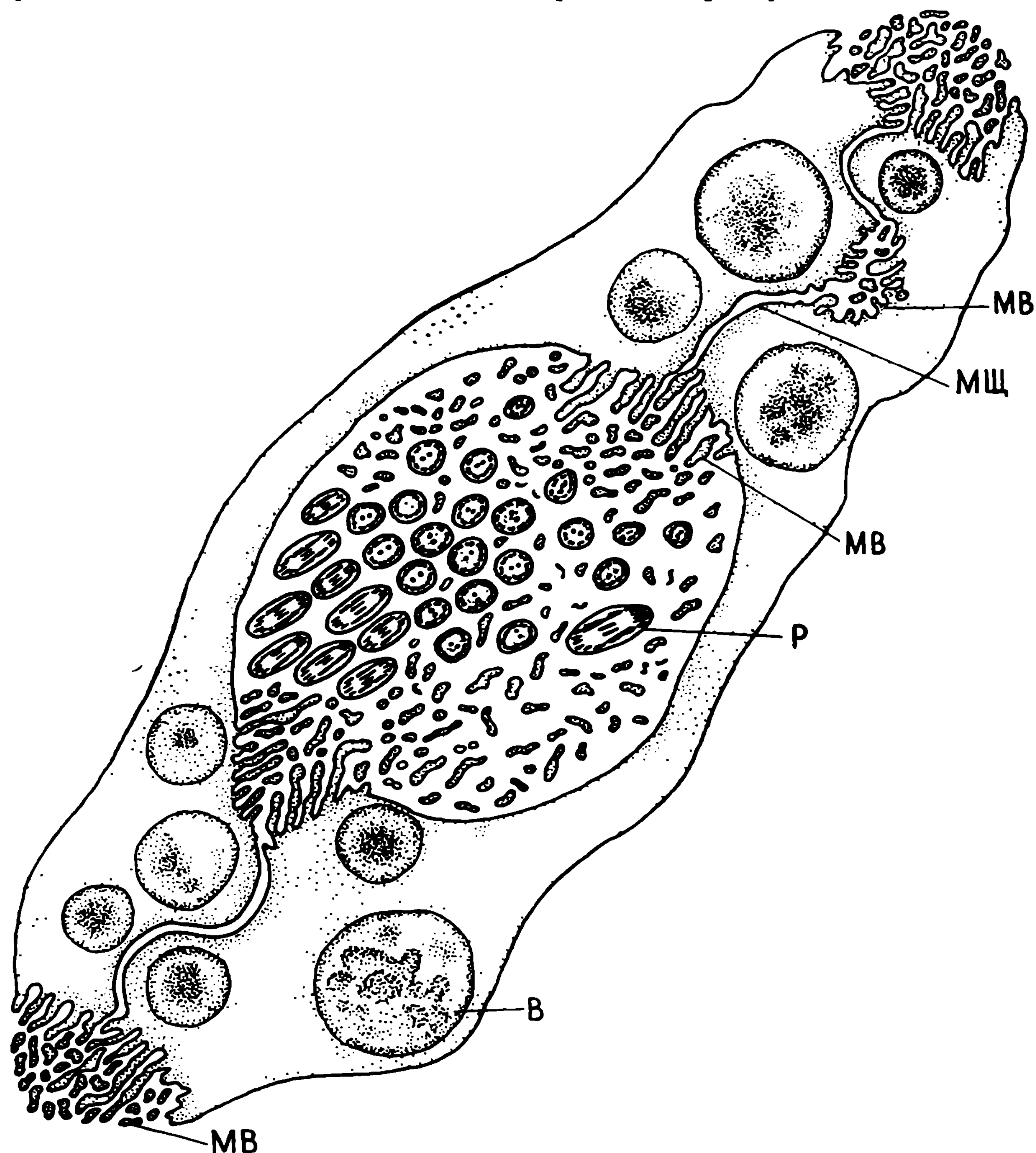


Рис. 9. *Dinophilus vorticoides*. Схема строения канала протонефридия.

в — вакуоль с хлопьевидным содержимым; *мв* — микровилли; *мщ* — межклеточные щели; *р* — реснички.

щиеся между мышечными отростками или даже вдавливающиеся в них. Как тела мышечных клеток, так и мышечные отростки содержат многочисленные митохондрии; иногда это крупные образования сложной конфигурации (рис. 3, вклейка).

Паренхима и первичная полость тела. Между стенкой тела и кишкой могут располагаться либо крупные паренхимные клетки, либо первичная полость тела. Последняя хорошо различима у динофилюсов, вышедших из цист, как на сериях срезов, так и при микроскопировании живых экземпляров. Вплотную примыкающие друг к другу паренхимные клетки — крупные, многоугольные, обычно несколько уплощенные. У исследованных экземпляров они были бедны органеллами (наблюдались только митохондрии и характерное гомогенно распределенное хлопьевидное содержимое). Чем крупнее такие клетки, тем светлее. Наиболее крупные из них выглядят настолько опустевшими, что отличимы от полостей только благодаря сохранившейся плазматической мембране. В таких случаях между пустыми клетками, а также

между ними и соседними клеточными элементами (например, мышечными отростками) при электронном микроскопировании видны пары плазматических мембран. Мембраны эти непрочны и легко рвутся, так что содержимое клеток — обрывки мембран, полуразрушенные органеллы — оказываются в первичной полости тела. Таким образом, полученный материал приводит нас к выводу о возникновении у динофилюса первичной полости тела путем обеднения органеллами и разрушения клеток паренхимы.

Поскольку может возникнуть впечатление, что высказанная точка зрения основана на ошибочном толковании артефактов, приведем дополнительную аргументацию. Первичная полость тела наблюдается именно среди паренхимных клеток, ее содержимое отвечает содержимому этих клеток. Обеднение паренхимных клеток органеллами — не следствие какого-либо избирательного вымывания при фиксации и проводке, против этого свидетельствует наличие хлопьевидного содержимого. Вышеизложенная трактовка формирования первичной полости тела динофилюса за счет разрушения клеток паренхимы получает новое подкрепление благодаря данным И. Г. Маликовой (1977), показавшей, что паренхимные клетки динофилюса специализируются на выработке и накоплении запасных питательных веществ, которые расходуются во время пребывания в инцистированном состоянии. Перед инцистированием они богаты гликогеном и запасными гранулами, среди которых есть характерные крупные конгломераты. Во время пребывания животного в цисте запасные гранулы резорбируются, органоиды (за исключением митохондрий) в это время уже отсутствуют, а цитоплазма перед эксцистированием сильно вакуолизируется. В итоге паренхимные клетки перерождаются и утрачивают содержимое, так что приведенная выше картина — итог жизненного цикла этих клеток. Хочется обратить внимание на способ возникновения полостей за счет разрушения клеток. Этому механизму обычно не уделяется должного внимания, тогда как он, по-видимому, широко распространен. Мы наблюдаем его, например, у бескишечных турбеллярий, у которых центральная полость в пищеварительной паренхиме может возникать за счет разрушения клеток (Мамкаев, 1973; Дробышева, Мамкаев, Маркосова, 1976).

Пищеварительная система. Пищеварительная система динофилюса представлена своеобразным ротовым аппаратом, передней, средней и задней кишкой. К ротовому аппарату относится плотный, резко очерченный валик — своеобразный язык, который лежит в специальном кармане, прилегающем к задней стенке ротовой полости. Этот карман обычно называют глоточным мешком (Ливанов, 1940), но, в сущности, мы имеем здесь дело с особым посторальным органом. Рот окружен подвижными кожными складками. Обычно выделяется подковообразный валик, ограничивающий рот с боков и сзади. Нередко он образует хорошо очерченную заднюю губу. Полукружие этого валика ограничивает спереди серповидное отверстие посторального органа. Стенки рта способны сильно выпячиваться, так что нередко трехлопастное или v-образное ротовое отверстие находится в центре массивной подушки, эпидермис которой богат оранжевыми конкрециями. У фиксированных экземпляров вся эта околоротовая область оказывается втянутой внутрь, так что создается ложное впечатление о наличии внутреннего глоточного кармана. Эпителий язычка и кармана посторального органа лишен ресничек («прокутикула» имеется).

Средняя кишка у живых экземпляров желтая до оранжевой, что обусловлено обилием округлых липидных включений разных размеров. Задняя кишка, напротив, не пигментированная, содержит мелкие бесцветные гранулы. Ее эпителий — с густыми длинными активными ресничками. Реснички средней кишки значительно реже и менее подвижны.

Электронная микроскопия эпителия средней кишки обнаруживает длинные густые микровилли и хорошо развитую базальную мембрану, к которой нередко прилегают уплощенные клетки паренхимы. В том случае, когда на месте паренхимы образуется полость, могут сохраняться отдельные прилегающие к кишке клетки. Благодаря их уплощенной форме иногда создается впечатление вторичной полости тела, однако эти клетки не образуют сплошной выстилки. Иногда базальная пластинка кишки граничит непосредственно с полостью тела. Со стороны паренхимы к клеткам кишечного эпителия примыкают отдельные мышечные волокна, идущие как в продольном, так и в поперечном направлении. В противоположность кожной мускулатуре эти мышечные элементы отделены от паренхимы (впрочем, были встречены и мышечные волокна, отделенные базальной мембраной от гастродермиса). В кишечном эпителии различимы железистые клетки с мелкими электронноплотными гранулами и с шероховатой эндоплазматической сетью, образующей многослойные комплексы. Как всасывающие, так и секреторные клетки содержат крупные липидные капли. Следует отметить также, что клетки с многослойной шероховатой эндоплазматической сетью имеют реснички и хорошо развитые микровилли. Все это свидетельствует о том, что секреторным клеткам кишки не свойственна узкая специализация.

Гонады и вторичная полость тела. Пара вытянутых семенников расположена по бокам тела вентральнее кишки (рис. 10). Между ними, в вентральной полости, находится масса зрелых спермиев. У живых экземпляров хорошо различаются два скопления спермиев в виде двух соединений между семенниками — переднего и заднего. По-

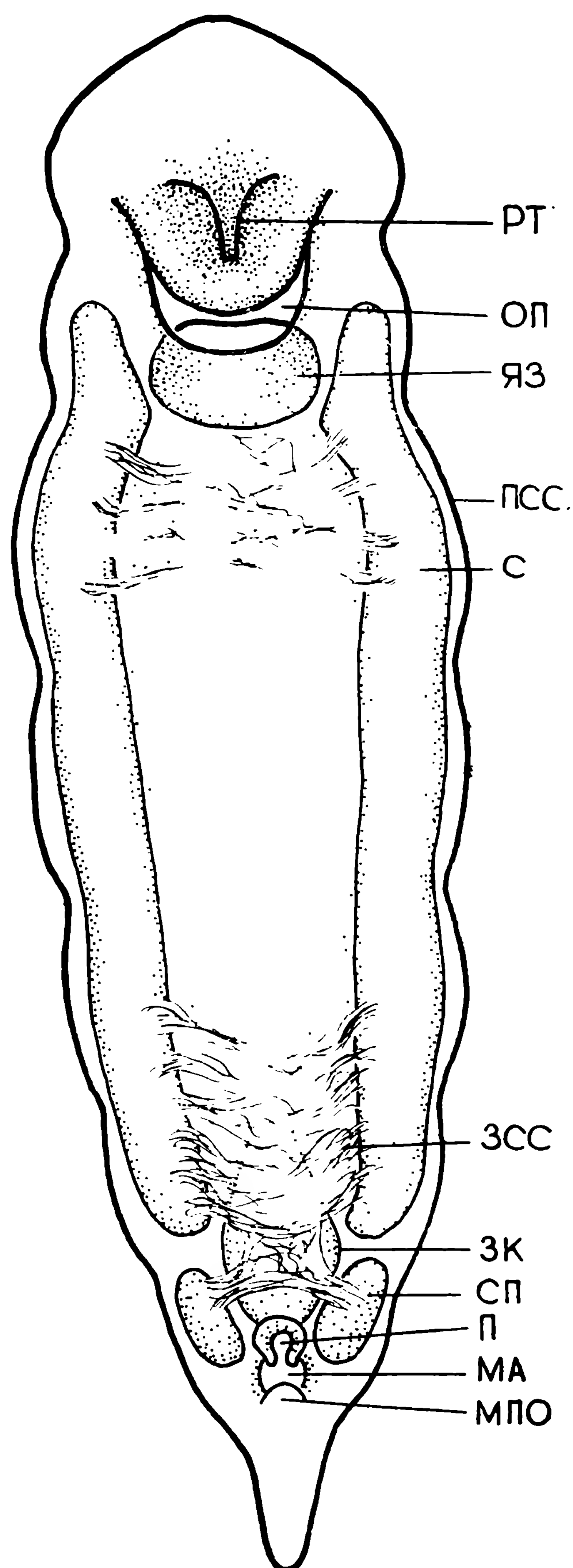


Рис. 10. *Dinophilus vorticoides*. Схема строения половой системы самца.

зк — задняя кишка; *зсс* — заднее скопление спермиев; *ма* — мужской антрум; *мпо* — мужское половое отверстие; *оп* — отверстие посторального органа; *п* — пенис; *псс* — переднее скопление спермиев; *рт* — рот; *с* — семенник; *сп* — семенной пузырь; *яз* — язык.

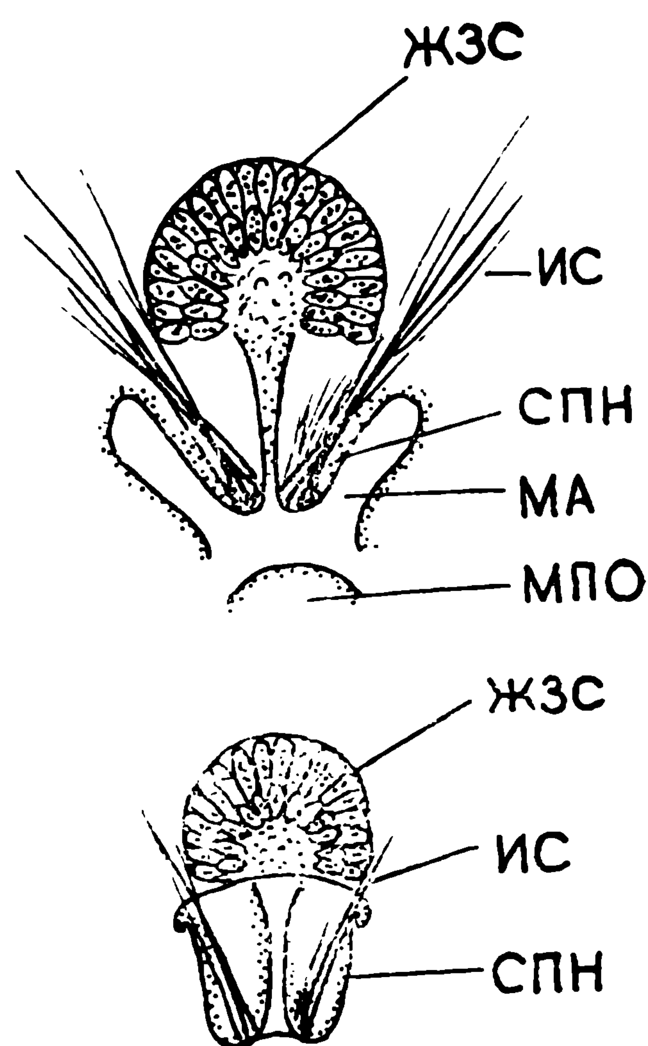


Рис. 11. *Dinophilus vorticoides*. Мужской совокупительный орган.

жзс — железы с зернистым секретом; *ис* — игловидный секрет; *ма* — мужской антрум; *мпо* — мужское половое отверстие; *спн* — сосочек пениса.

следнее более массивно и имеет широкие боковые соединения с овальными или слегка вытянутыми семенными пузырями, лежащими позади семенников. Спермии в вентральной полости располагаются изогнутыми пучками. В семенных пузырях извитые спермии образуют плотный клубок; у живых придавленных особей можно наблюдать движение спермиев, образующих «кишащий клубок». В участках заднего скопления спермы, примыкающих к семенным пузырям, преобладают извитые спермии. Как показывает исследование в электронном микроскопе, семенники и полость со спермиями изученных самцов лишены стенок. Стенка каждого семенного пузыря сзади и с вентральной стороны снабжена ресничками, так как здесь начинается короткий ресничный проток, ведущий к совокупительному органу. Последний представлен мускулистым пенисом грушевидной формы, сосочек которого лежит в небольшом преддверии, наподобие массивной глотки турбеллярий (рис. 11). Массивные пенисы такого типа открывающиеся в особую полость — мужской антрум, или атриум, также распространены у турбеллярий. Полусферический проксимальный конец пениса образован железистым эпителием с зернистым секретом. Центр этой полусферы можно рассматривать как пузырек зернистого секрета (*vesicula granulorum*) опять-таки широко распространенный у ресничных червей. На вершине сосочка пениса открываются протоки желез с игловидным секретом. Эти железы располагаются вокруг совокупительного органа.

Сперматозоиды у исследованного динофилюса сильно вытянуты, почти нитевидны (никакого намека на головку нет). Удается заметить, что один край уплощенного спермия несколько тоньше и образует подобие ундулирующей мембраны. К одному из концов спермий постепенно суживается, на другом утоньчение занимает лишь короткий участок, здесь различимо окончание длиной всего около 7 мкм. Длина сперматозоидов составляет около 140 мкм.

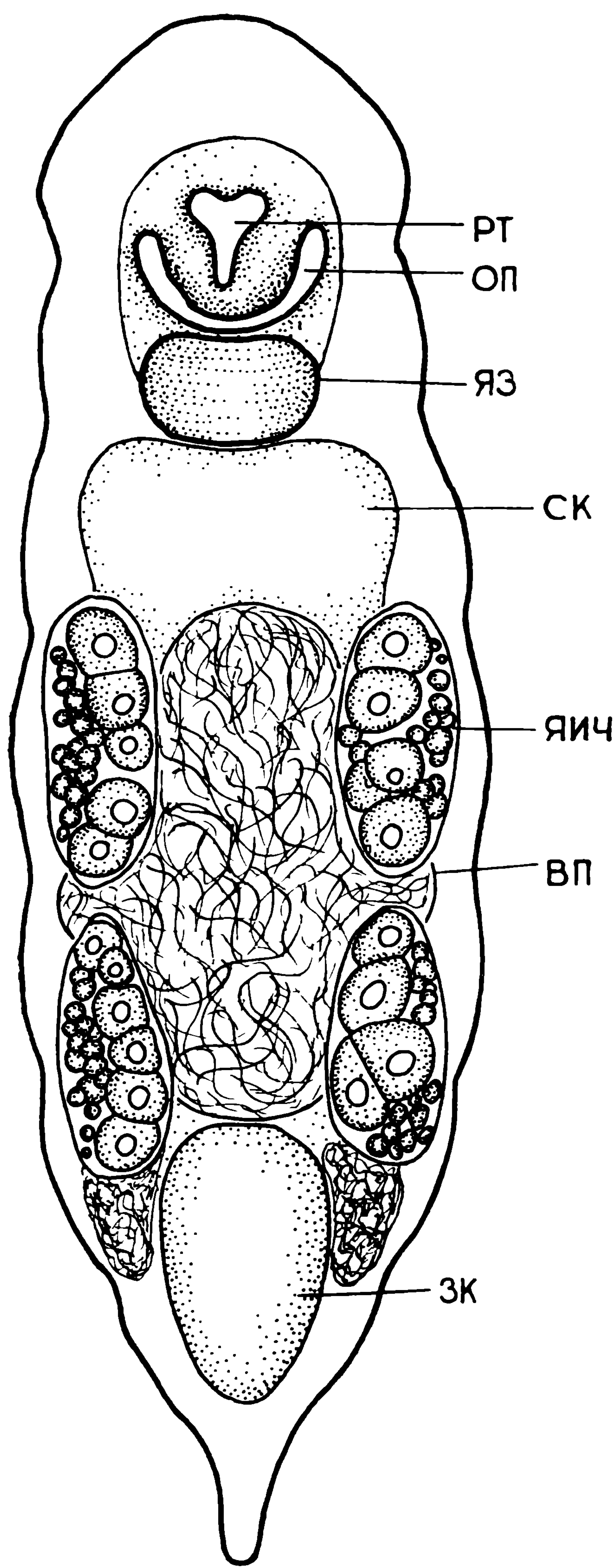


Рис. 12. *Dinophilus vorticoides.* Схема строения половой системы самки.

вп — вентральная полость; *зк* — задняя кишка; *оп* — отверстие посторального органа; *рт* — рот; *ск* — средняя кишка; *яз* — язык; *яич* — яичник.

Половая система самки представлена двумя парами удлиненно-овальных яичников и обширной вентральной полостью, в которой находится сперма партнера, а позднее созревают яйца (рис. 12). Разрастаясь между яичниками и позади них, эта полость заходит в латеральные области тела. Полость такой формы описывает у динофилюса

Егерстен (Jägersten, 1944), рассматривая ее как целом. У динофилюсов с Соловецких островов В. М. Шимкевич (1895) отмечает пару гантелевидных яичников. Однако у исследованных нами экземпляров яичники четко обособлены, что хорошо видно уже на живых экземплярах: при вытягивании червя передний и задний яичники отдаляются друг от друга, и никакой перемычки между ними не видно. Между яичниками находится сперма, заполняющая латеральные разрастания половой полости.

Электронный микроскоп показал, что яичник имеет характерную стенку, состоящую из двух слоев уплощенных клеток с базальной пластинкой между ними (рис. 6, 7, вклейка). Снаружи к стенке яичника

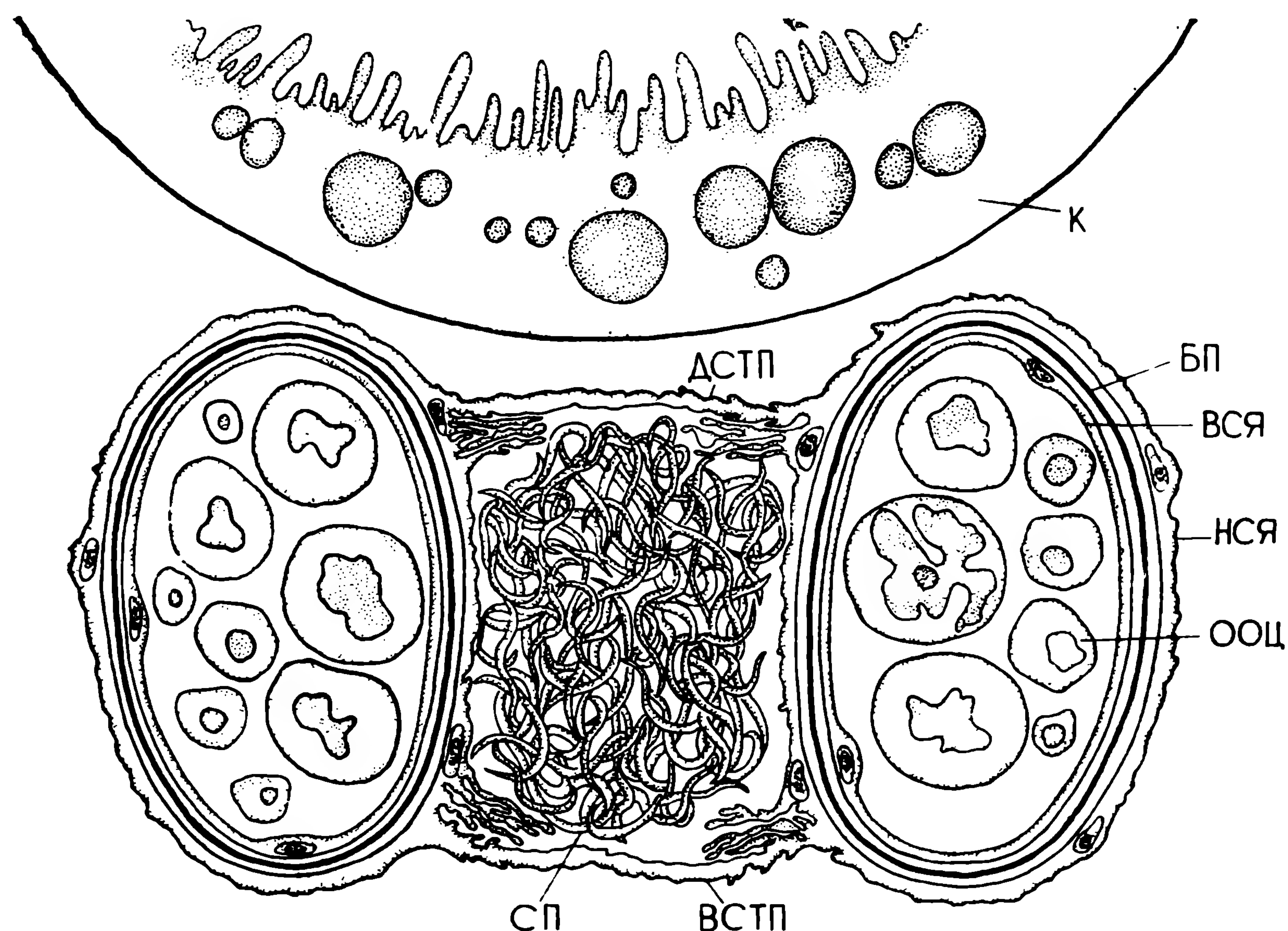


Рис. 13. *Dinophilus vorticoides*. Схема строения яичников и половой полости.

бп — базальная пластинка; *встп* — вентральная стенка полости; *вся* — внутренний слой стенки яичника; *дстп* — дорсальная стенка полости; *к* — кишка; *нся* — наружный слой стенки яичника; *ооц* — ооцит; *сп* — спермии.

могут примыкать уплощенные клетки паренхимы. Половая полость с боков ограничена стенкой яичника, двуслойной, как и в других местах. С вентральной стороны полость со спермой ограничена тонким слоем цитоплазмы, лишенным базальной пластинки (рис. 6). В месте контакта стенки яичника со стенкой половой полости видно, что часть той же клетки, которая относится к стенке гонады, пошла и на образование стенки полости (рис. 6). Участков с ядрами в самой вентральной стенке не обнаружено. Складывается впечатление, что она составлена уплощенными разрастаниями клеток наружного слоя стенки яичника. Такой же характер имеет стенка полости и с дорсальной стороны, хотя здесь она может примыкать непосредственно к стенке кишки. Таким образом, собственная стенка половой полости, по существу, не выражена (с боков — это просто стенки яичников, с вентральной и дорсальной сторон — разрастание клеток стенки гонады).

В четырех углах, образованных стенками яичников и полости (рис. 6, 13), наружный слой стенки гонады утолщен. Здесь обычно наблюдаются ядра, а контуры клеток весьма извилисты, с выступами и глубокими впячиваниями, образующими лабиринты. На вентральной стороне стенки яичника клетки ее наружного слоя тоже могут образовывать выросты, часто переходящие в тяжи, соединяющие яичник со

стенкой тела. К этому слою иногда примыкают уплощенные клетки паренхимы, сходные с его клетками, так что образуется подобие обкладки. Такую же обкладку можно наблюдать и вокруг кишки. В результате складывается представление о формировании стенок гонад за счет клеток паренхимы и о том, что клеткам паренхимы присуща способность давать стенки и выстилки. В рамках данного сообщения нет необходимости приводить перечень соответствующих работ, дадим лишь несколько ссылок (Gresson, 1964; Erasmus, 1973, 1974).

Из сказанного видно, что половая полость динофилюса существенным образом отличается от целома аннелид и скорее напоминает таковой моллюсков.

В заключение приведем следующие, наиболее важные, на наш взгляд, результаты:

1. Выделяемая эпидермисом обкладка, обычно трактуемая как кутикула, рассматривается нами как более примитивное образование, не достигшее состояния типичной кутикулы полихет.

2. Предлагается схема строения выводной трубки протонефридия. Показано, что она имеет собственные пучки ресничек.

3. Показано, что схизоцель, наблюдающийся у половозрелых динофилюсов, образуется за счет перерождения и разрушения клеток паренхимы. Обращается внимание на широкое распространение этого механизма в формировании различных полостей.

4. Выяснено, что яичники обладают собственной стенкой, которая состоит из двух тонких слоев клеток с базальной пластинкой между ними. Принимается паренхимная природа стенки яичников.

5. Показано, что половая полость динофилюса существенным образом отличается от целома аннелид и сопоставима с целомическими полостями моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М. Наука, 1964. — Т. 1. Проморфология, 432 с.

Бубко О. В. О систематическом положении Oweniidae и Archiannelida. — Зоол. ж., 1973, т. 52, вып. 9, с. 1286—1296.

Вагин В. Л. О положении Myzostomida среди трохофорных животных. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 45—46.

Гурьянова Е. Ф., Закс И., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. — Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 1928, т. 58, с. 88—143.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 15—16.

Иванов А. В. Класс Dinophilida. — В кн.: Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Л., 1941, ч. 1, с. 344—352.

Иванов А. В. Класс Archiannelida. — В кн.: Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М., 1958, ч. 1, с. 402—423.

Иванов А. В. Соотношение между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 8, с. 1125—1137.

(Иванов П. П.) Iwanoff P. P. Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. — Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1928, Bd 10, S. 62—161.

Иванов П. П. Кольчатые черви. — В кн.: Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л., 1937, с. 194—229.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. — Л.: изд. ЛГУ, 1977.— 240 с.

Короткова Г. П., Шиффер А. В. Морфология развития *Dinophilus taeniatus*. — Докл. АН СССР, 1950, т. 71, № 1, с. 213—216.

Котикова Е. А. Новые данные о нервной системе Archiannelida. — Зоол. ж., 1973, т. 52, вып. II, с. 1611—1615.

Ливанов Н. А. Класс полихет (Polychaeta). — В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л., 1940, т. 2, с. 10—136.

Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. — М. Советская наука, 1955. — 399 с.

Мамкаев Ю. В. Особенности гистологической и цитологической организации бескишечных турбеллярий. — В кн.: Отч. научн. сесс. по итогам работ 1972 г. Зоол. ин-та АН СССР: Тез. докл., Л., 1973, с. 18—19.

Маликова И. Г. Эпителизация раны и инцистирование у *Dinophilus taeniatus* Harmer после поперечных разрезов тела. — Вестн. ЛГУ, 1971, № 21, с. 43—47.
Маликова И. Г. Наблюдения над процессом регенерации у *Dinophilus taeniatus* H. — Вестн. ЛГУ, 1973, № 3, с. 14—19.
Маликова И. Г. Изменение способности к регенерации в ходе онтогенеза *Dinophilus taeniatus* H. — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, 1975, с. 87—94.
Маликова И. Г. Морфологические особенности клеток покровного эпителия и соединительной ткани *Dinophilus taeniatus* H. перед инцистированием. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1977, № 5, с. 160 (Рукопись деп. в ВИНИТИ 28 июня 1977 г., № 2730-77-ДЕП, с. 1—22).
Милейковский С. А. Морфология личинок и систематика Polychaeta. — Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. I, с. 49—59.
Свешников В. А. Личинки архианнелид и полихет залива Посьет Японского моря. — В кн.: Исследования фауны морей. Л., 1967, т. 5(13), с. 125—159.
Свешников В. А. Морфология личинок полихет. — М. Наука, 1978. — 151 с.
Ушаков П. В. Сезонные изменения на литорали Кольского залива. — Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 1925, т. 54, вып. I, с. 47—72.
(Шимкевич В.) Schimkewitch W. Zur Kenntnis der Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meere. — Z. wiss. Zool., 1895, Bd 59, S. 46—79.
Akesson B. Parasite — host relationships and phylogenetic systematics. The taxonomic position of Dinophilids. — Mikrofauna Meeresbodens, 1977, Bd 61, S. 19—28.
Beauchamp P. Archiannelides (Archiannelida Hatschek, 1893). — In: Traité de zoologie / P. Grasse. Paris, 1959, t. 5, fasc. 1, p. 197—223
Brandenburg J. Die Reusenzelle (Cyrtocyte) des *Dinophilus* (Archiannelida). — Z. Morph. Tiere, 1970a, Bd 68, Hf. 1, S. 83—92.
Brandenburg J. Die Cuticula des *Dinophilus* (Archiannelida). — Z. Morph. Tiere, 1970b, Bd 68, Hf. 4, S. 300—307.
Erasmus D. A. A comparative study of the reproductive system of mature, immature and "unisexual" female *Schistosoma mansoni*. — Parasitology, 1973, vol. 67, pt 2, p. 165—183.
Erasmus D. A. The application of X-ray analysis in the transmission electron microscope to a study of drug distribution in the parasite *Schistosoma mansony* (Platyhelminthes). — J. Microsc., 1974, vol. 102, pt 1, p. 59—69.
Gresson R. A. R. Electron microscopy of the ovary of *Fasciola hepatica*. — Quart. J. micr. Sci., 1964, vol. 105, pt 2, p. 213—218.
Harmer S. F. Notes on the anatomy of *Dinophilus*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1889, vol. 1, p. 119—142.
Jägersten G. Zur Kenntnis der Morphologie Enzystierung und Taxonomie von *Dinophilus*. — Kungl. Svenska vet. Acad. Handl., 1944, Bd 21, N 2, S. 1—90.
Moore A. *Dinophilus gardineri* (sp. nov.). — Biolog. bull. of the Mar. Biolog. Labor., 1899, vol. 1, N 1, p. 15—18.
Nelson I. A. The morphology of *Dinophilus conklini*. — Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia, 1907, vol. 59, p. 82—143.
Rieger R. M. and G. E. Rieger. Fine structure of the archiannelid cuticle and remarks on the evolution of the cuticle within the Spiralia. — Acta Zoologica, Stokholm, 1976, vol. 57, N 1, p. 53—68.
Ruebush T. K. Morphology, encapsulation and osmoregulation of *Dinophilus gardineri* Moore. — Trans. Americ. Microsc. Soc., 1940, vol. 59, p. 205—223.
Ruttner-Kolisko A. The interrelationships of the Rotatoria. — In: The Lower Metazoa, Los Angeles, Berkly; 1963, p. 263—272.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ У АСЦИДИЙ

В. Н. Романов

Закономерности эволюции колоний Metazoa (см. В. Н. Беклемишев, 1964) и анализ строения колоний в основных группах беспозвоночных позволяют многообразие их форм свести к двум основным морфологическим типам — ветвящиеся колонии и массивные, а в пределах этих двух групп различать кормидиальные и монархические колонии. При этом, с точки зрения возникновения и эволюции колоний, можно выделить два основных пути (рис. 1), ведущих к формированию колоний массивного и ветвящегося типов, которые, в свою очередь, легко выводятся из стелющихся кормусов (Романов, 1979).

Для колоний обычно характерно наличие общего тела, или ценосарка, т. е. частей колонии, которые принадлежат не какому-либо отдельному индивиду, а всей колонии. В разных случаях ценосарк имеет различное происхождение и природу. У стелющихся колоний он представлен расположенными на субстрате столонами, которые соединяют между собой особи; у ветвящихся колоний — различными восходящими ветвями колонии. В состав общего тела кормусов массивного типа, помимо столонов, входит вещество, которое заполняет пространство между зооидами и частями ценосарка. Это туника у сложных асцидий, мезоглея и известковый скелет, в случаях его сильного развития (мадрепоровые кораллы), у Anthozoa. Вслед за Токиока и Вервоортом это вещество можно называть матриксом колонии (Vervoort, 1966; Tokioka, 1967). У разных форм, независимо от строения и происхождения, такая часть общего тела выполняет сходные функции — прежде всего опорную и защитную. В то же время, будучи полезным приспособлением, матрикс играет и консервативную роль: зооиды колонии изолированы от непосредственного воздействия внешней среды, в связи с чем они находятся в более или менее равных условиях. Вполне возможно, что именно этим объясняется отсутствие полиморфизма в колониях массивного типа и наличие его в лишенных матрикса ветвящихся колониях и связанных с ними монархических и кормидиальных кормусах.

Как видно на рис. 1, асцидии представлены только в левой половине предлагаемой схемы, т. е. характеризуются стелющимся, массивным и кормидиальным типами строения колоний. Асцидии удобны для рассмотрения возникновения и эволюции колониальности, поскольку среди них мы видим все переходные формы, начиная от одиночных асцидий и кончая высокоинтегрированными кормидиальными колониями.

Анализ способов бесполого размножения (Berrill, 1935; Иванова-Казас, 1977) позволил уверенно говорит о том, что колониальность в пре-

делах асцидий возникала неоднократно и развивалась параллельно в каждом из трех отрядов (Aplousobranchiata, Stolidobranchiata, Phlebobranchiata). Рассмотрим кратко образование колоний в каждом из них.

Из схемы (рис. 2) видно, что развитие колониальности на первых этапах во всех трех отрядах очень сходно — индивидуальность колоний усиливается в результате постепенного обобществления туники отдельных зооидов. Особи колонии постепенно как бы окружаются ее общим

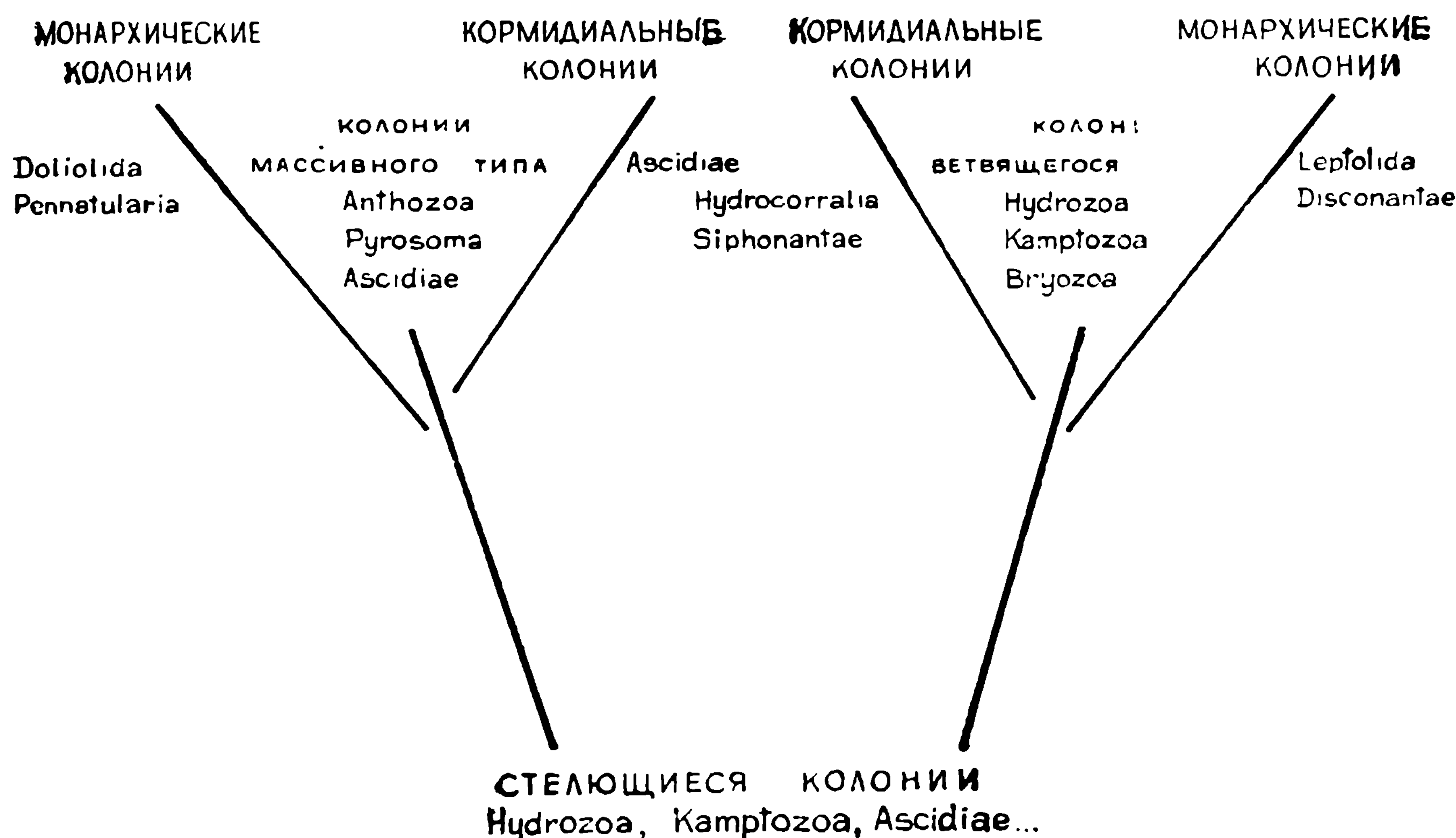


Рис. 1. Предполагаемая схема эволюции колониальности основных групп беспозвоночных.

телом: *Symplegma — Polyzoa* (Stolidobranchiata); *Clavelina — Polycitor* (Aplousobranchiata); *Rhopalaea — Tylobranchion* (Phlebobranchiata). Зооиды более развитых колоний (из числа перечисленных) целиком заключены в тунику, и на поверхности видны лишь их ротовые и клоакальные сифоны. В отряде Phlebobranchiata дальнейшего развития колониальности не наблюдается, но в двух других интеграция колоний идет дальше. Клоакальные сифоны нескольких зооидов уже открываются на поверхность не самостоятельно, а через общие клоакальные камеры, которые собственными клоакальными отверстиями связаны с внешней средой. Сначала клоакальная полость объединяет неопределенно большое и варьирующее число зооидов, которое впоследствии постепенно уменьшается и стабилизируется (*Distaplia, Synoicum* (Aplousobranchiata); *Botryllus* (Stolidobranchiata). С образованием общей клоакальной системы мы можем уже говорить о формировании кормидиев. Следует отметить, что в отряде Phlebobranchiata, наряду с отмеченными процессами, происходит развитие и общей системы столонов, которая появляется уже у низших представителей отряда (*Symplegma, Alloeocarpa*). Она явно облегчает и ускоряет формирование кормидиев, приобретая упорядоченную организацию после возникновения общей клоаки (*Botrylloides*).

Как видно из изложенного, степень интеграции у высших форм колоний в разных отрядах разная (рис. 3). Кроме того, сравнение строения зооидов и способов бесполого размножения в двух небольших колониальных семействах Diazonidae и Perophoridae из отряда Phlebobranchiata (Berrill, 1935; Иванова-Казас, 1977) наводит на мысль, что в пределах этого отряда колониальность возникла независимо в каж-

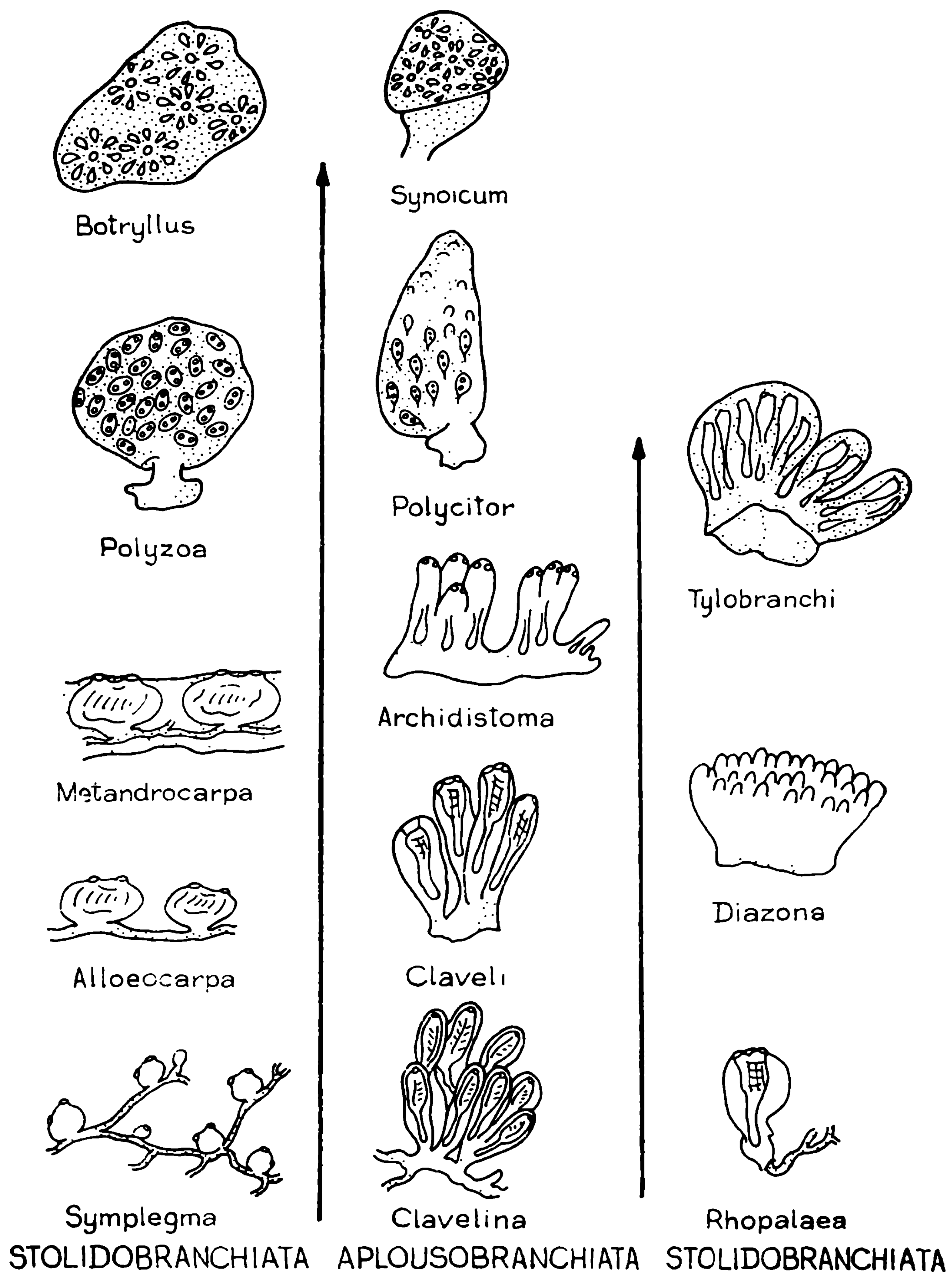


Рис. 2. Развитие колониальности у асцидий.
Точками обозначено общее тело колонии.

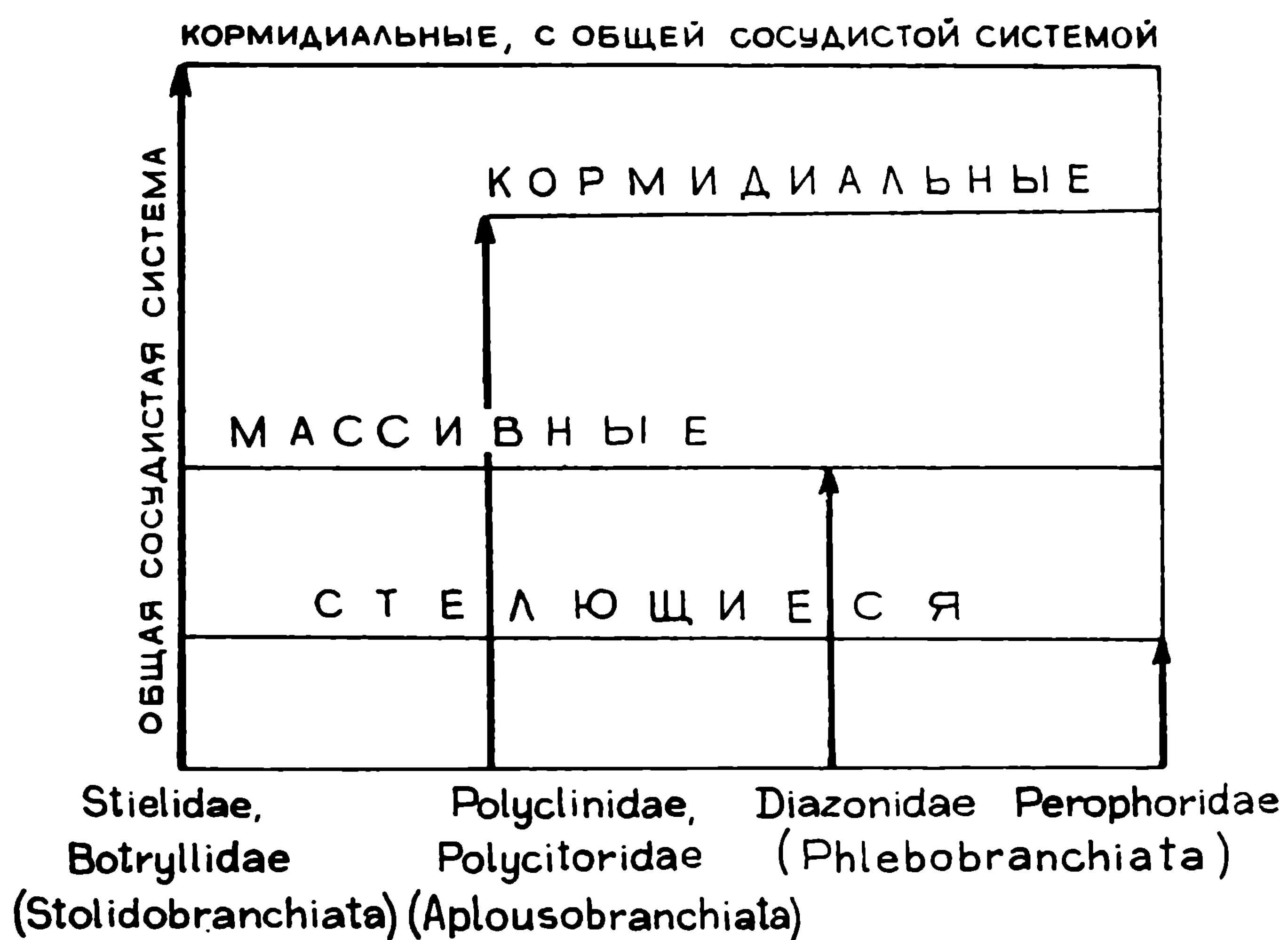


Рис. 3. Основные этапы развития колониальности в разных отрядах асцидий.

дом из этих семейств. У Perophoridae мы видим самые ранние стадии зарождения процессов колониальности — дело дальше образования стелющихся колоний не заходит. У высших форм Diazonidae (Tylobranchion) особи, хотя и погружаются полностью в тунику, но зачатков кормидиев еще нет. В отряде Aplousobranchiata у таких форм, как *Distaplia, Holozoa* (Polycitoridae), *Amaroucium, Synoicum* (Polyclinidae) особи собраны в четко выраженные кормидии. В таких колониях имеется уже своеобразный кормидиогенез, при котором отчетливо проявляется как бы «сознательное» поведение составляющих кормидий особей. Интересны в этом отношении наблюдения Накаучи и Кавамура (Nakauchi and Kawamura, 1978) над *Aplidium multiplicatum* (Polyclinidae). Образование новых кормидиев в зрелой колонии у этой асцидии происходит следующим образом. У сильно вытянутого в длину зооида, приступившего к бесполому размножению, задние части тела (абдоминальный и постабдоминальный отделы) разделяются на 8—10 фрагментов-почек, которые развиваются в новые зооиды. Первоначально все они лежат под торакальным отделом матери, а затем самостоятельно перемещаются к поверхности колонии, перегруппировываясь определенным образом между собой. К моменту полного созревания молодые зооиды достигают поверхности и располагаются вокруг образовавшейся общей клоакальной полости, куда открываются клоакальные сифоны. В конце концов ротовые отверстия особей прорываются наружу, устанавливается сообщение между клоакальной полостью и внешней средой, и кормидий начинает функционировать.

Для выяснения причин такого синхронного и целенаправленного поведения почек, а затем и молодых зооидов, Накаучи и Кавамура провели ряд экспериментов: полностью и частично изолировали почкующийся зооид от остальных членов кормидия, удаляли торакальный отдел матери, перерезали различные части материнского организма и т. д. В результате проведенных опытов авторы пришли к выводу, что поведение развивающихся почек определяется как материнской особью, так и окружающими зооидами через выделение в тунику особых веществ, которые определяют и контролируют формирование новых кормидиев.

Таким образом, мы видим, что на этой стадии эволюции колониальности у асцидий типа *Aplidium* (сходным типом строения колоний обладают также многие представители Polyclinidae и Polycitoridae) поведение зооидов направлено не только на увеличение числа себе подобных, но и на увеличение числа кормидиев, т. е. подчинено интересам всей колонии.

Наибольшей степени развития целостности колоний и кормидиев достигают кормусы Stolidobranchiata, где колониальные формы представлены всего двумя семействами — частично Styelidae и полностью Diazonidae. Оба эти семейства филогенетически между собой тесно связаны. Поскольку в пределах Styelidae имеются и одиночные, и колониальные, и переходные формы (так называемые аггрегатные, по Hideo at all; 1978, или социальные, по Van Name, 1945), то возникает предположение о сравнительной молодости колониальной ветви в отряде Stolidobranchiata. В пользу этого предположения может свидетельствовать и тот факт, что из всего отряда, насчитывающего около 200 видов, лишь 30 колониальных. В то же время, несмотря на молодость процессов образования колоний в этой группе, кормидии у высших форм *(Botryllus)* развиты несравненно выше, чем у Aplousobranchiata, что находит свое отражение в значительно большей интеграции колоний и кормидиев. Так, по Берриллу (Berrill, 1950), в колонии *Botryllus schlosseri* одновременно имеются три генерации бластозооидов, каждая из которых относится к определенной возрастной категории: старые зооиды, молодые и почки на ранних стадиях развития. Все половозрелые особи

приступают к половому размножению одновременно. Смена старшей генерации особей молодыми зооидами происходит также в одно время, т. е. в колонии наблюдается синхронизация жизненных циклов зооидов. Таким образом, несмотря на молодость процессов кормидиегенеза у стиелид, степень развития его много выше, чем у представителей многочисленного, полностью колониального отряда Aplousobranchiata. Причина такой ускоренной эволюции в отряде Stolidobranchiata обусловлена особенностями строения кормидиев, которые, в свою очередь, определяются, как мне кажется, способом бесполого размножения в этой группе. В результате так называемого паллеального почкования, весьма характерного для стиелид-ботриллид, образующиеся почки остаются связанными с родительскими особями при помощи питающей ножки-столона в продолжении всей жизни новых особей. В результате многократного почкования образуется сложная сеть анастомозирующих между собой столонов (Polyzoa и др.). С появлением общей клоакальной системы и формированием кормидиев происходит упорядочение этой сети и формируются кормусы, высшую степень развития которых мы видим у Botryllidae, особенно у представителей *Botryllus*.

Подводя итог сказанному, можно заметить, что первым и наиболее существенным этапом образования кормидиальных колоний асцидий является развитие у колоний массивного типа общей клоакальной камеры, служащей интегрирующим началом для формирования кормидиев. Поскольку кормидиальные колонии возникли в 2 отрядах независимо и представлены многочисленными видами, то можно думать, что процесс их образования вполне закономерен и обусловлен экологическими или физиологическими причинами. По-видимому, возникновение общей клоаки влечет за собой определенные выгоды как для объединяющихся зооидов кормидия, так и для всей колонии. По мнению А. В. Иванова (устное сообщение), эта выгода связана с процессом дефекации. Действительно, у колоний массивного типа, таких как *Polyzoa, Polycitor* и др., имеется множество клоакальных отверстий, число которых соответствует количеству зооидов. Фекальные массы каждого зооида током воды, образованном ресничным аппаратом зооида, выводятся через эти отверстия на поверхность, откуда фекалии скатываются или смываются течением на субстрат. Однако в процессе эволюции колониальности происходит уменьшение размеров зооидов (Berrill, 1935; Беклемишев, 1964), что ведет к ослаблению выводящего потока воды из клоакального сифона. В то же время, за счет совершенствования способов бесполого размножения, происходит ускорение роста колоний и увеличение их размеров. Эти обстоятельства затрудняют удаление фекальных масс с поверхности колонии. Образование общей клоаки облегчает эту задачу. Суммарное действие ресничных аппаратов всех входящих в кормидий зооидов образует более сильный ток воды, исходящий из общей клоаки, в связи с чем фекальные массы относятся на большее расстояние от поверхности, что предохраняет ее от загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — 3 изд., перераб. и доп. — М. Наука, 1964. — Т. 1. Проморфология, 432 с.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. — Л. изд. ЛГУ, 1977, 240 с.

Романов В. Н. Эволюция колониальности у асцидий. — В кн.: Сборник научн. трудов, посвящ. памяти Н. А. Ливанова. Казань, 1979, с. 15—25.

Berrill N. J. Studies in Tunicata development. Pt. IV. Asexual reproduction. — Phil. Trans. Roy. Soc., 1935, ser. B, vol. 225, p. 327—379.

Berrill N. J. The Tunicata with an account of the british species. — Ray Soc., London, 1950, vol. 133, p. 354.

Hideo M., Sugomoto K. and Taneda Y. — Comparative studies on the circulatory system of the compound Ascidians, *Botryllus, Botrylloides* and *Symplegma.* — J. Morph., 1978, vol. 157, N 1, p. 47—78.

Nakauchi M., Kawamura K. — Additional experiments on the behavior of buds in the ascidians, *Aplidium multiplicatum.* — Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1978, vol. 154, N 3, p. 453—462.

Tokioka T. Pacific Tunicata of the United States National Museum. — Bull. U. S. Nat. Mus., 1967, vol. 251, p. 247.

Van Name W. G. The North and South American ascidians. — Bull. Amer. Mus. Hist., 1945, vol. 84, 456 p.

Vervoort W. Skeletal structure in the Solanderiidae and its bearing on Hydroid classification. — In: Symposia Zool. Soc. London. London; New York, 1966, N 2, p. 377—396.

УДК 595.123.12 : 591.463+591.465

Новые данные по морфологии *Convoluta convoluta* **(Turbellaria, Acoela). Дробышева И. М.** — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 3—6.

Получены новые данные по морфодинамике жизненного цикла бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard). Изучены начальные стадии развития гонад. Обнаружены два источника половых клеток: медиальный половой зачаток и необласты вентральной периферической паренхимы. Необласты преобразуются в мужские половые клетки. Зачатковая зона семенника вытянута вдоль тела от мозга до каудальной железистой подушки и носит диффузный характер. Яичник, по-видимому, имеет компактную зачатковую зону, локализованную в области мозга. Высказывается предположение о соответствии медиального полового зачатка зачатковой зоне яичника. Илл. 4. Библ. 3.

УДК 595.123.1 : 591.8

Электронномикроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий. Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 7—12.

Рассмотрены состав паренхимы и топография ее элементов у *Oxyposthia praedator, Convoluta convoluta* и *Anaperus biaculeatus*. Отмечены клетки и их дериваты следующих типов: необласты, пищеварительные клетки и их производные (синцитиальная масса и остатки клеточного материала в центральных пищеварительных полостях), клетки с запасными веществами, секреторные клетки кожных желез и их секрет, мышечные и нервные клетки с отростками. Показано, что центральные полости возникают путем разрушения пищеварительных клеток. Описаны видоизмененные клеточные мембраны в виде пальцевидных выпячиваний, пузырьков и концентрических слоев. Они могут свидетельствовать о нарушении границ между клетками. Показано, что секреторные клетки кожных желез дифференцируются в паренхиме. Отмечена тесная взаимосвязь паренхимы с эпидермисом, свидетельствующая о слабом обособлении у бескишечных турбеллярий фагоцитобласта и кинобласта. Илл. 25. Библ. 13.

УДК 595.123 : 591.8

О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий. Мамкаев Ю. В. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 13—24.

Функциональные и генетические связи, определяющие гистологические системы, устанавливаются благодаря нескольким процессам, формирующим разные стороны организации таких систем. Эволюционную продвинутость гистологической системы характеризуют следующие параметры, а именно: морфофункциональная специализация и дифференциация ее клеток, ее территориальная обособленность и отграниченность от других гистологических систем, упорядоченность ее структуры и ее камбиальность. Пищеварительные структуры турбеллярий обнаруживают широкий спектр состояний по этим параметрам, который демонстрирует процессы, превращающие простую совокупность пищеварительных клеток в гистологическую систему. Эти процессы протекают в разных группах относительно независимо и с разными темпами. Дифференциация клеток может наступать и раньше выделения базальной мембраны и позже, эпителиальные клетки становятся мерцательными лишь в некоторых отрядах, в разной степени выражена эпителизация пласта и т. п. Появление новой гистологической системы целесообразно рассматривать как выделение ее из предшествующей, материнской. Структура исходной гистологической системы — разнородная, структура новой, дочерней — однородная (во всяком случае более однородная по сравнению с материнской). Библ. 54.

УДК 595.121 : 591.481

К вопросу о природе метамерии ленточных червей. Иванов А. В. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л. Изд-во ЗИН АН СССР, 1979, с. 25—33.

В статье приводятся некоторые литературные данные, свидетельствующие в пользу стробилярной теории происхождения метамерии ленточных червей. Илл. 6. Библ. 22.

УДК 595.13 : 591.3

Особенности эволюции нервного аппарата цестод. Котикова Е. А. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 34—38.

Для ленточных червей характерна ортогональная нервная система. В сколексе намечаются следующие этапы усложнения ее центрального отдела: от неоформленного мозга со слабо выраженными ганглиями у Caryophyllidea через кольцеобразный мозг Tetraphyllidea и Pseudophyllidea к отчетливо парному мозгу с одной или двумя парами ганглиев у Trypanorhyncha и Cyclophyllidea.

Число продольных стволов в стробиле колеблется от 60 пар у Pseudophyllidea до 1 пары у Cyclophyllidea, но улавливается тенденция к установлению 5 пар во всех отрядах. Продольные стволы располагаются или все на границе кортикальной и медуллярной паренхимы *(Triaenophorus)*, или происходит погружение главных боковых в медуллярную паренхиму (многие Pseudophyllidea), или, наконец, все продольные стволы залегают в поверхностном слое центральной паренхимы (Cyclophyllidea). В каждой проглоттиде членистых цестод располагается одна кольцевая комиссура, у некоторых Tetraphyllidea их число увеличивается до трех, и только у Proteocephalidea наблюдается отсутствие кольцевых комиссур, даже у видов с четкой сегментацией стробилы. Илл. 5. Библ. 18.

УДК 592 Pogonophora: 591.3

Сравнительно-эмбриологический анализ развития первичнополостных червей. Иоффе Б. И. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 39—62.

Проанализированы имеющиеся в литературе сведения о развитии Rotatoria, Acanthocephala, Gastrotricha и Nematoda. Традиционные представления о проморфологии коловраток отвергаются, демонстрируется, что им свойственна характерная для Spiralia клазиаксония. Указываются особенности эмбрионального развития, явно свидетельствующие в пользу турбеллярной теории происхождения коловраток. Общность плана строения и отмеченные черты специфического сходства в эмбриональном развитии заставляют приписывать скребням происхождение от общего ствола с коловратками. Доказывается, что дробление гастротрих и нематод может быть выведено только из квартетного, но не сольного и не дуэтного спирального дробления. Указаны особенности, предопределившие специфический путь билатеризации дробления нематод и гастротрих. Илл. II. Библ. 53.

УДК 595.141 : 591.4

Материалы к эмбриональному развитию *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Pogonophora). Гуреева М. А. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 63—72.

Дано описание яиц и стадий дробления погонофоры *Nereilinum murmanicum* из примитивного семейства Oligobrachiidae. Обнаружено, что яйца *N. murmanicum* проходят деления созревания еще в половых путях самки. Дробление прослежено до 55-клеточной стадии. Оно может быть охарактеризовано как гетероквадрантное спиральное. На 4-клеточной стадии преобладает квадрант *B*. Сравнивается дробление трех видов: *N. murmanicum, Siboglinum fiordicum* и *S. caulleryi.* У *N. murmanicum* дробление имеет более четко выраженные черты спиральности, чем у *S. fiordicum* и *S. caulleryi,* и, вероятно, приближается к исходному типу дробления у погонофор. Илл. 7. Библ. 19.

УДК 594.5

Исследование организации *Dinophilus vorticoides* O. Schmidt с использованием электронной микроскопии. Мамкаев Ю. В., Селиванова Р. В. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., Изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 73—83.

Использование электронной микроскопии позволило получить новые сведения об организации *Dinophilus*. Описано строение оболочки, покрывающей эпидермис, которая представляет собой начальную ступень формирования кутикулы. Выяснена примитивная особенность строения протонефридия. Получен материал, позволяющий рассматривать первичную полость тела как результат разрушения клеток паренхимы. Выяснено, что передний и задний яичники четко обособлены друг от друга, каждый имеет собственную стенку, образованную клетками паренхимы. Показано, что стенка половой полости образована за счет стенки яичника. Она отличается от целома аннелид и сопоставима с целомическими полостями моллюсков. Илл. 13. Библ. 39.

Основные направления развития колониальности у асцидий. **Романов В. Н.** — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 84. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, с. 84—89.

Асцидии, представленные одиночными и колониальными формами, удобны для рассмотрения возникновения и развития колониальности. У колониальных асцидий можно различать стелющиеся, массивные и кормидиальные типы строения колоний. Эволюция шла от наименее интегрированных стелющихся кормусов через массивные к высокоинтегрированным кормидиальным колониям. Развитие колоний во всех трех отрядах асцидий происходит независимо и параллельно. Степень интеграции наиболее развитых колоний во всех отрядах разная. Наименьшая она в отряде Plebobranchiata, где имеются только стелющиеся и массивные колонии. С появлением в массивных кормусах у Aplousobranchiata и Stolidobranchiata общей клоаки образуются кормидии. Наиболее интегрированные колонии представлены у Stolidobranchiata, у которых в формирование кормидиев вовлекается общая столониальная система. Илл. 3. Библ. 10.

New data on the morphology of *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela). Drobysheva I. M. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 3—6.

New data on morphodynamics of the life-cycle of *Convoluta convoluta* are presented. The early stages of the development of gonads are studied. Two sources of generative cells are revealed: the medial genital rudiment and neoblasts of ventral peripheral parenchyma. Neoblasts develop into spermatozoa. Rudimental zone of the testis is diffuse and extends along the body length from the brain to caudal glandular pad. The ovarium seems to have a compact rudimental zone, lying near the brain. The medial genital rudiment may be supposed to represent the rudimental zone of the ovarium.

Electron microscope study of the parenchyma in Acoela. Mamkaev Ju. V., Markosova T. G. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 7—12.

The structure of parenchyma and the topography of its elements were studied in *Oxyposthia praedator, Convoluta convoluta,* and *Anaperus biaculeatus*. The following types of cells and cell derivates were observed: neoblasts, digestive cells and their derivates (cell debris in central digestive cavities and syncytial mass), secretory cells and their secretion, storage, muscular, and nervous cells. The central cavities are shown to be formed by distraction of the digestive cells. Altered cell membrans are described, forming fingerlike protrudings, vesicles, concentric strata. This suggests the breach of cell boundaries. The secretory cells of the glands of body wall are shown to differentiate in parenchyma. Close interrelations between epidermis and parenchyma witness that kinoblast and phagocytoblast are only feebly separated in Acoela.

On histological organization of the turbellarian digestive system. Mamkaev Ju. V. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 13—24.

Functional and genetical relations determining histological systems evolve due to several processes forming different aspects of the organization of these systems. Accordingly the degree of organization of a histological system may be characterized by some parameters, namely: morphofunctional specialization and differentiation of its cells, its spatial separation and delimitation from other systems, the regularity of its structure and its cambiality. Digestive structures of turbellarians show a wide spectrum of states in relation to the above parameters, demonstrating the processes turning a simple aggregate of cells to a histological system. These processes go in different groups relatively independently and with different rates. That is, differentiation of cells may have place before the emergence of basal lamella, or after it; epithelial cells acquire cilia only in some orders; epithelization of the cell stratum is more or less marked in different orders, etc. The arising of a new histological system may be regarded as apportioning from its parental system. The structure of the latter is heterogenous, the structure of the former is homogenous, in any case, more homogenous.

A contribution to the problem of the origin of metamerism in Cestodes. Ivanov A. V. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 25—33.

Some data are reviewed, evidencing for the strobilar theory of the origin of metamerism of tapeworms.

On the peculiarities of the evolution of the nerve apparatus in Cestodes. Kotikova E. A. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 34—38.

The nervous system of Cestodes is ortagonal. The nervous apparatus of the scolex develops from a weakly pronounced brain through a circleshaped one to a clearly paired brain with one or two pairs of ganglia. The number of the longitudinal trunks varies from 60 to 1 pair, but a tendency is to be noted to the stabilization of 5 pairs in all the orders. All the trunks are situated on the border of medullar and cortical parenchyma, or the main lateral trunks submerge into medullar parenchyma, or, finally, all the trunks lie in the surface layer of the central parenchyma. Tapeworms have three plexuses: surface, submuscular and internal, which form the singl united nervous net.

The comparative embryological analysis of the development of Nemathelminthes. Joffe B. I. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 39—62.

The embryology of Rotatoria, Acanthocephala, Gastrotricha, and Nematoda is discussed. Conventional view on the promorphology of rotifers is rejected. Clasyaxony, characteristic for Spiralia, clearly reveals itself in their development. Some peculiarities of the rotifer embryology are pointed out which support the turbellarian theory of their origin. Some peculiar traits of embryonal development confirm the close relationship between Rotifera and Acanthocephala. It is shown that the cleavage of Nematoda and Gastrotricha may be derived from quartette but not from duet or solo spiral cleavage. The characters of the development are discussed, which predetermined the specific way of bilaterization of the cleavage in these groups.

A contribution to the study of the early development of *Nereilinum murmanicum* **Ivanov, 1961 (Pogonophora). Gureeva M. A.** — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Lenjngrad, 1979, p. 63—72.

The ovum and some stages of cleavage of pogonophore *Nereilinum murmanicum*, a representative of the primitive family Oligobrachiidae, are discribed. The ovum passes maturation divisions in the female genital ducts. Being followed up to 55 cell stage, the cleavage pattern of Nereilinum murmanicum is compared to these of Siboglinum fiordicum and S. caullryi. The cleavage pattern of Nereilinum murmanicum demonstrates more pronounced traits of spirality and is nearer to the original type of pogonophoran cleavage.

Morphological study of *Dinophilus vorticoides* **O. Schmidt with some ultrastructure data. Mamkaev Ju. V., Selivanova R. V.** — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, 1979, p. 73—83.

The ultrastructural study revealed new data on organization of *Dinophilus*. The structure of the outer layer covering epidermis, is described, which demonstrates the initial step of the formation of cuticle. The primitive structure of protonephridium is elucidated. Some data are received which suggest that the primary body cavity is the result of destruction of parenchymal cells. The anterior and posterior ovariums are completely separated from one another and have their own wall of the ovarium. It differs from the coelom of annelids and is comparable with the coelomic cavities of molluscs.

The main ways of the evolution of coloniality in ascidians. Romanov V. N. — In: Evolutionary morphology of Invertebrates. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR, vol. 84. Leningrad, p. 84—89.

The ascidians represented by simple and colonial forms are a good model for studing of the origination and development of the coloniality. There are three types of colonies: creeping, massive, and cormidial. The evolution of colony form goes from primitive creeping type through the massive type to the high integrated cormidial colonies. The development of the coloniality goes independently but in a parallel manner in all the three orders of Ascidia. In different orders a different degree of organization is reached. This degree of organization is minimal in Phlebobranchiata, where only creeping and massive colonies are represented. A common cloaca having been developed in massive cormuses, cormidiums evolve in Aplousobranchiata and Stolidobranchiata. The highest degree of integration is reached in some Stolidobranchiata, as the common stolonial system is involved in formation of their cormidia.

СОДЕРЖАНИЕ

Дробышева И. М. Новые данные по морфологии *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) 3

Мамкаев Ю. В., Маркосова Т. Г Электронномикроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий 7

Мамкаев Ю. В. О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий 13

Иванов А. В. К вопросу о природе метамерии у ленточных червей 25

Котикова Е. А. Особенности эволюции нервного аппарата цестод 34

Иоффе Б. И. Сравнительно-эмбриологический анализ развития первичнополостных червей 39

Гуреева М. А. Материалы к эмбриональному развитию *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Pogonophora) 63

Мамкаев Ю. В., Селиванова Р. В. Исследование организации *Dinophilus vorticoides* O. Schmidt с использованием электронной микроскопии 73

Романов В. Н. Основные направления развития колониальности у асцидий 84

Рефераты 90

CONTENTS

D r o b y c h e v a I. M. New data on the morphology of *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) 3

M a m k a e v Ju. V., M a r k o s o v a T. G. Electron microscope study of the parenchyma in Acoela 7

M a m k a e v Ju. V On histological organization of the turbellarian digestive system 13

I v a n o v A. V A contribution to the problem of the origin of metamerism in Cestodes 25

K o t i k o v a E. A. On the peculiarities of the evolution of the nerve apparatus in Cestodes 34

J o f f e B. I. The comparative embryological analysis of the development of Nemathelminthes 39

G u r e e v a M. A. A contribution to the study of the early development of *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Pogonophora) 63

M a m k a e v Ju. V., S e l i v a n o v a R. V. Morphological study of *Dinophilus vorticoides* O. Schmidt with some ultrastructure data 73

R o m a n o v V. N. The main ways of the evolution of coloniality in ascidians 84

Abstracts 90

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Сборник научных работ

Утверждено к печати
Зоологическим институтом Академии наук СССР

План 1979 года

Редактор **Т. А. Асанович**

Сдано в набор 05.02.79. Подписано к печати 18.07.79. М-27219.
Формат 70×108/16. Бумага № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая.
Печ. л. 7. Усл.-печ. л. 9,80. Уч.-изд. л. 10. Тираж 1000 экз.
Тип. зак. № 592. Цена 80 коп.

Зоологический институт АН СССР, 199164, Ленинград, Университетская наб., 1.

Типография № 2 Ленуприздата, 192104, Ленинград, Литейный пр., 55.



Рис. 1. *Convoluta convoluta.* Медиальный половой зачаток (ноябрь). Галлоцианин — эозин, × 200. **Рис. 2.** *Convoluta convoluta.* Поперечный срез в предротовой области (февраль). Гемалаун — эозин, × 50.

а — клетки II типа; *б* — клетки III типа; *оац* — ооциты на стадии раннего цитоплазматического роста.

К статье И. М. Дробышевой (стр. 3—6)

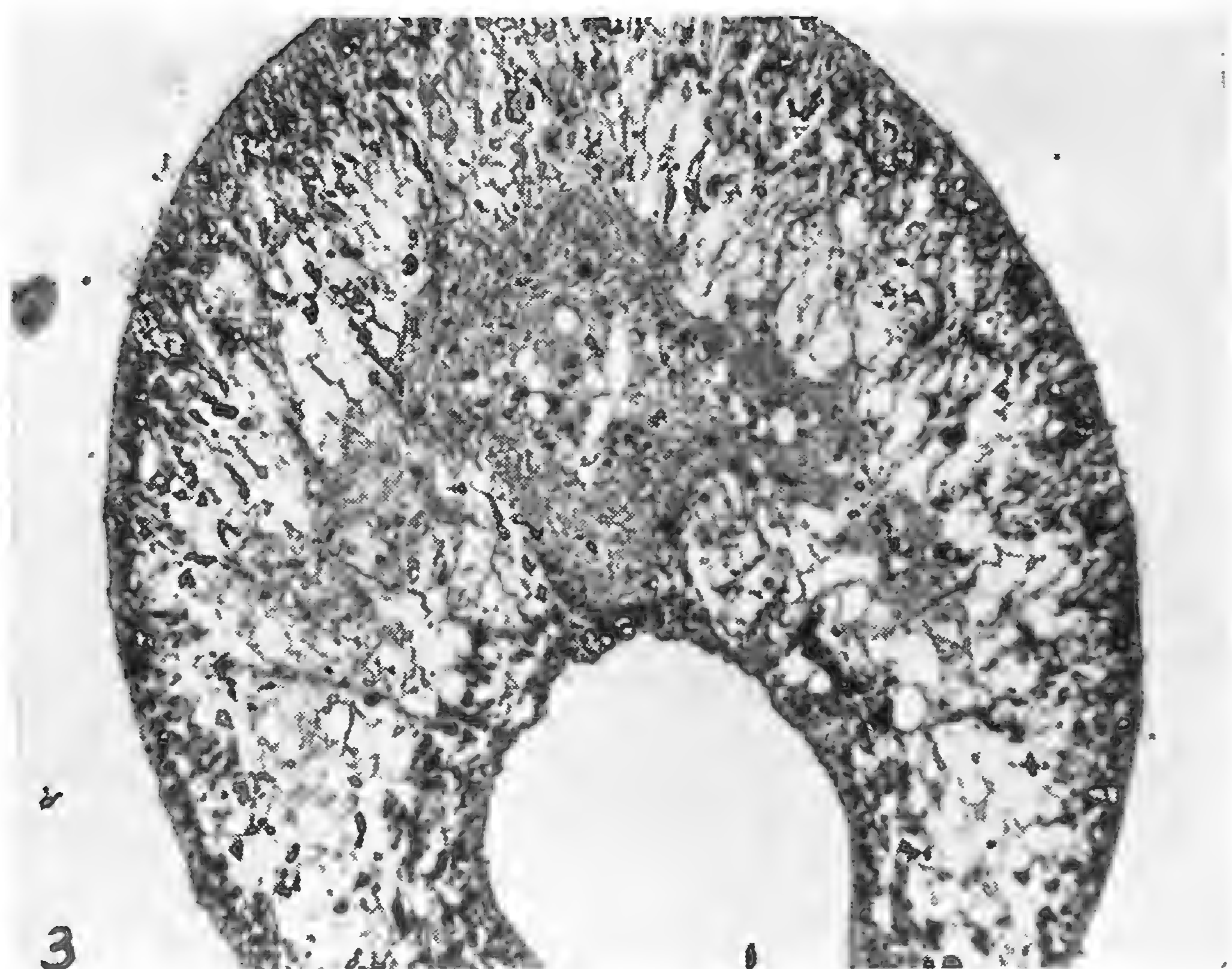




Рис. 3. *Convoluta convoluta.* Пеперечный срез в послеротовой области (февраль). Гемалаун — эозин, × 50. **Рис. 4.** *Convoluta convoluta.* Поперечный срез в предротовой области (май). Железный гематоксилин Гейденгайна, × 50.

Скопления необластов в вентральной периферической паренхиме; *яич* — яичник.

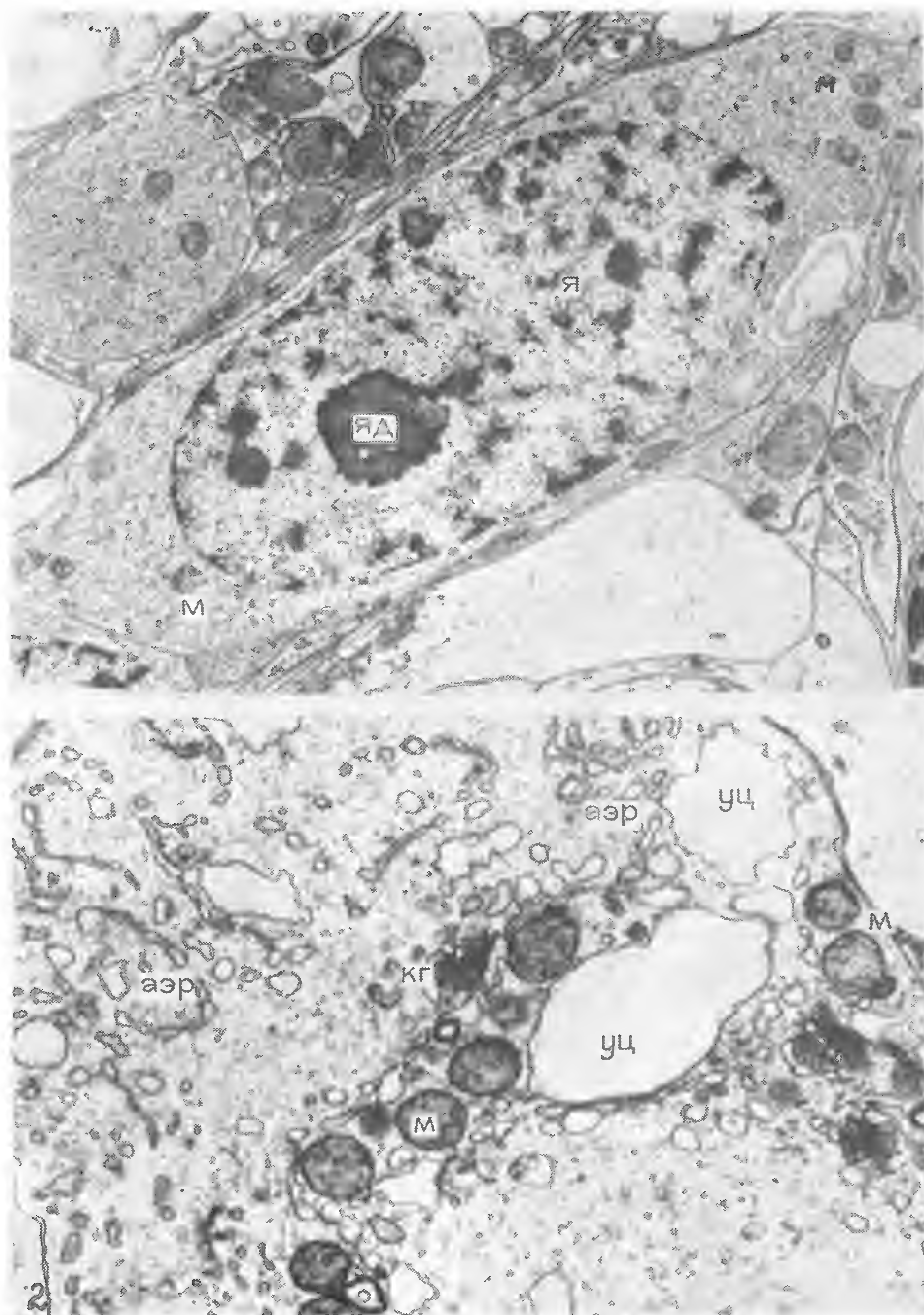


Рис. 1. *Oxyposthia praedator*. Необласт в периферической паренхиме, × 12000.
Рис. 2. *Oxyposthia praedator*. Участок пищеварительной клетки, × 18000.

аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *кг* — комплекс Гольджи; *м* — митохондрии; *уц* — ограниченные мембраной участки цитоплазмы; *я* — ядро; *яд* — ядрышко.



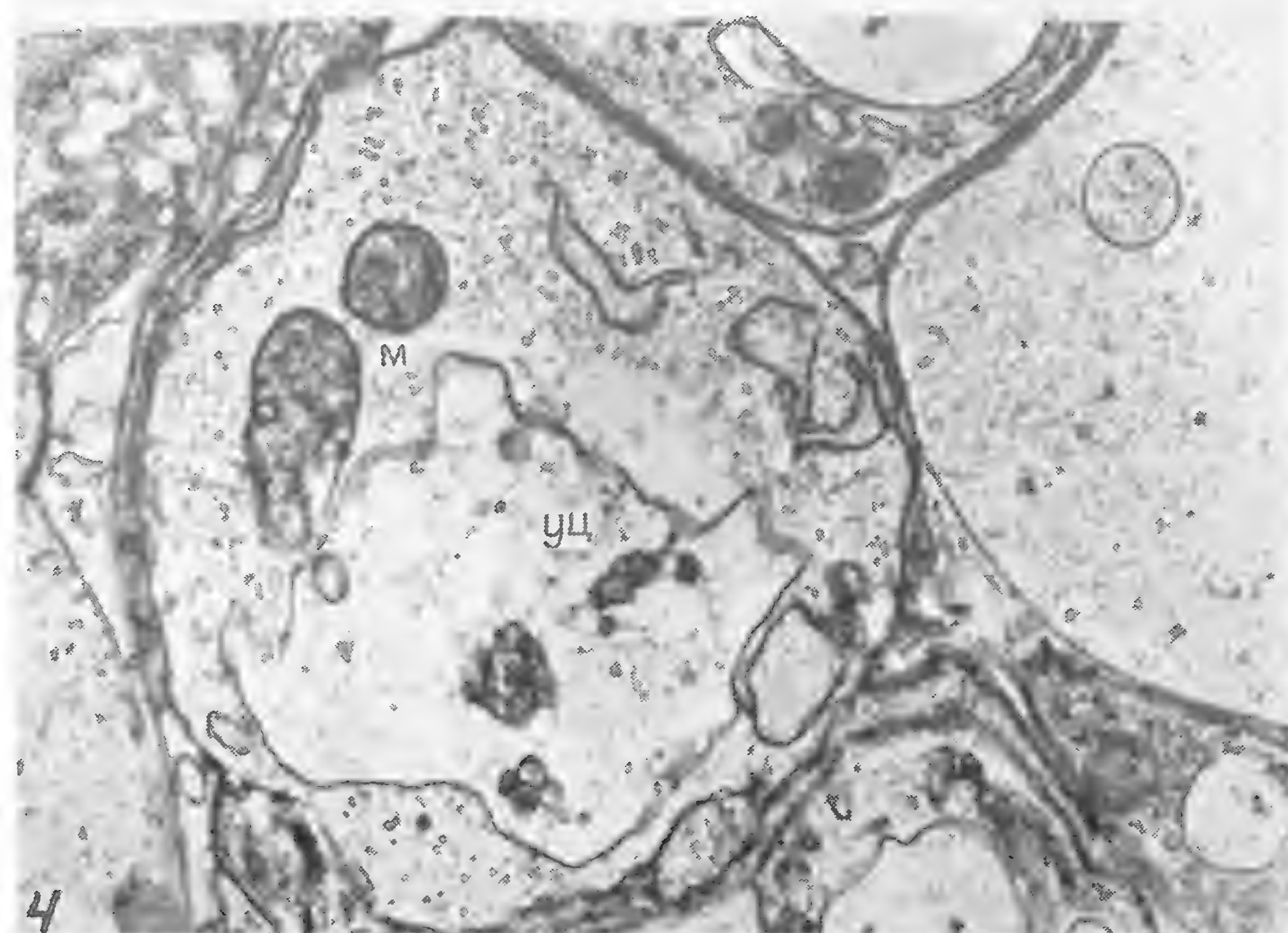
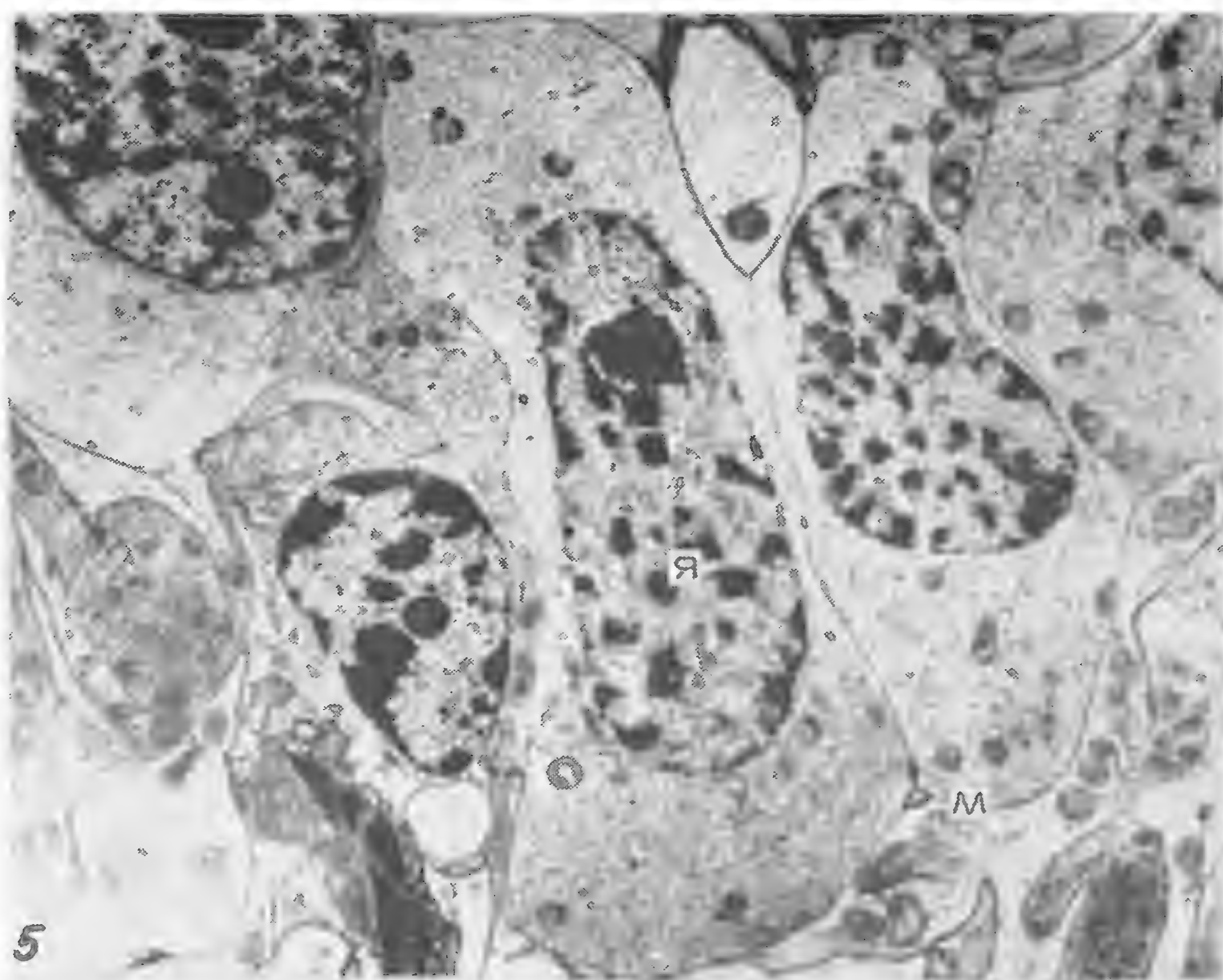


Рис. 3—4. *Oxyposthia praedator* Участок пищеварительной клетки, × 36000 и × 28000. *ав* — автофагическая вакуоль; *м* — митохондрии; *уц* — ограниченные мембраной участки цитоплазмы.



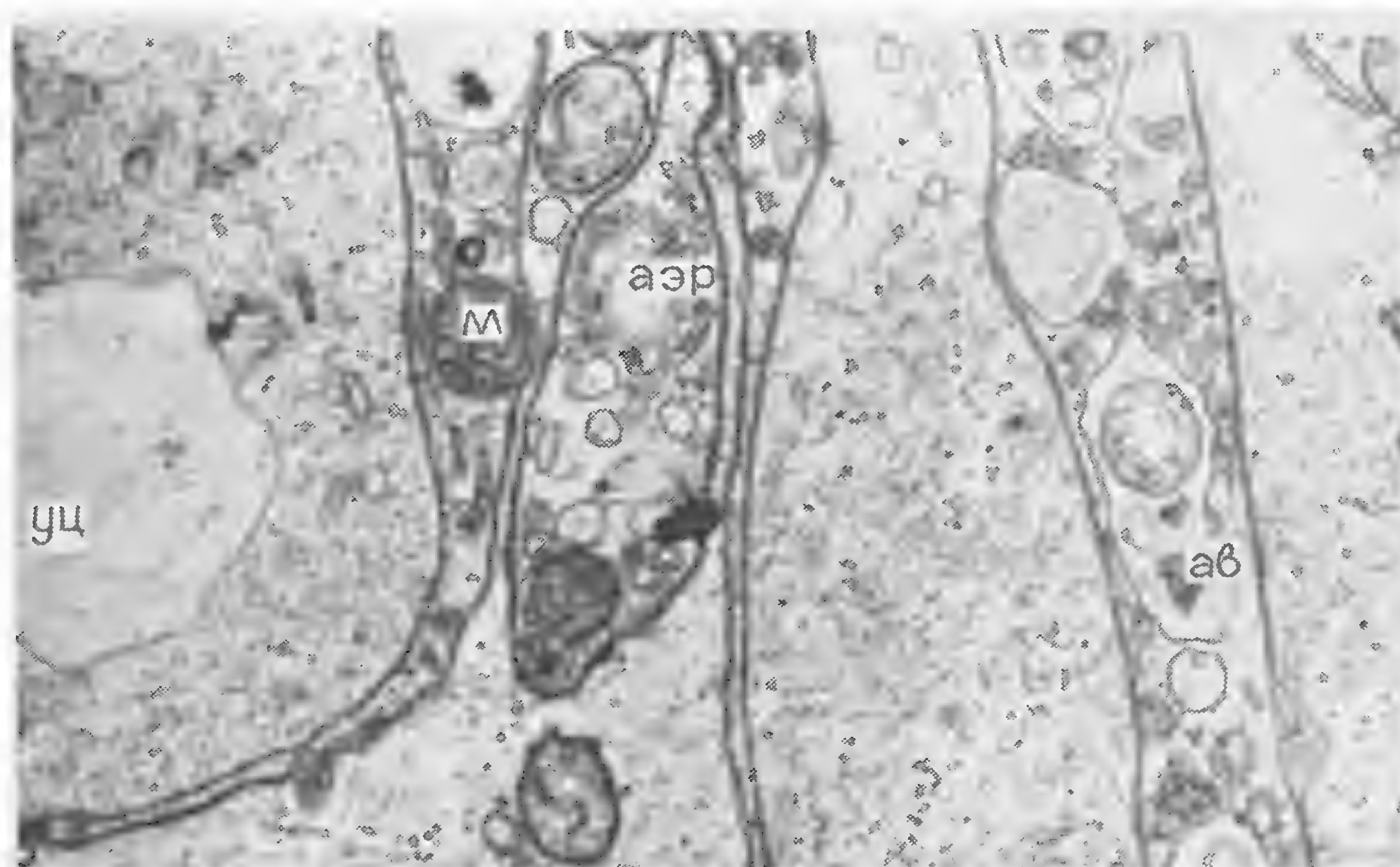


Рис. 5. *Oxyposthia praedator*. Молодые пищеварительные клетки в перифериче паренхиме, × 8000. **Рис. 6.** *Oxyposthia praedator*. Участки пищеварительных кл с отростками, × 28000.

ав — автофагические вакуоли; *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *м* — м хондрии; *уц* — ограниченные мембраной участки цитоплазмы; *я* — ядро.



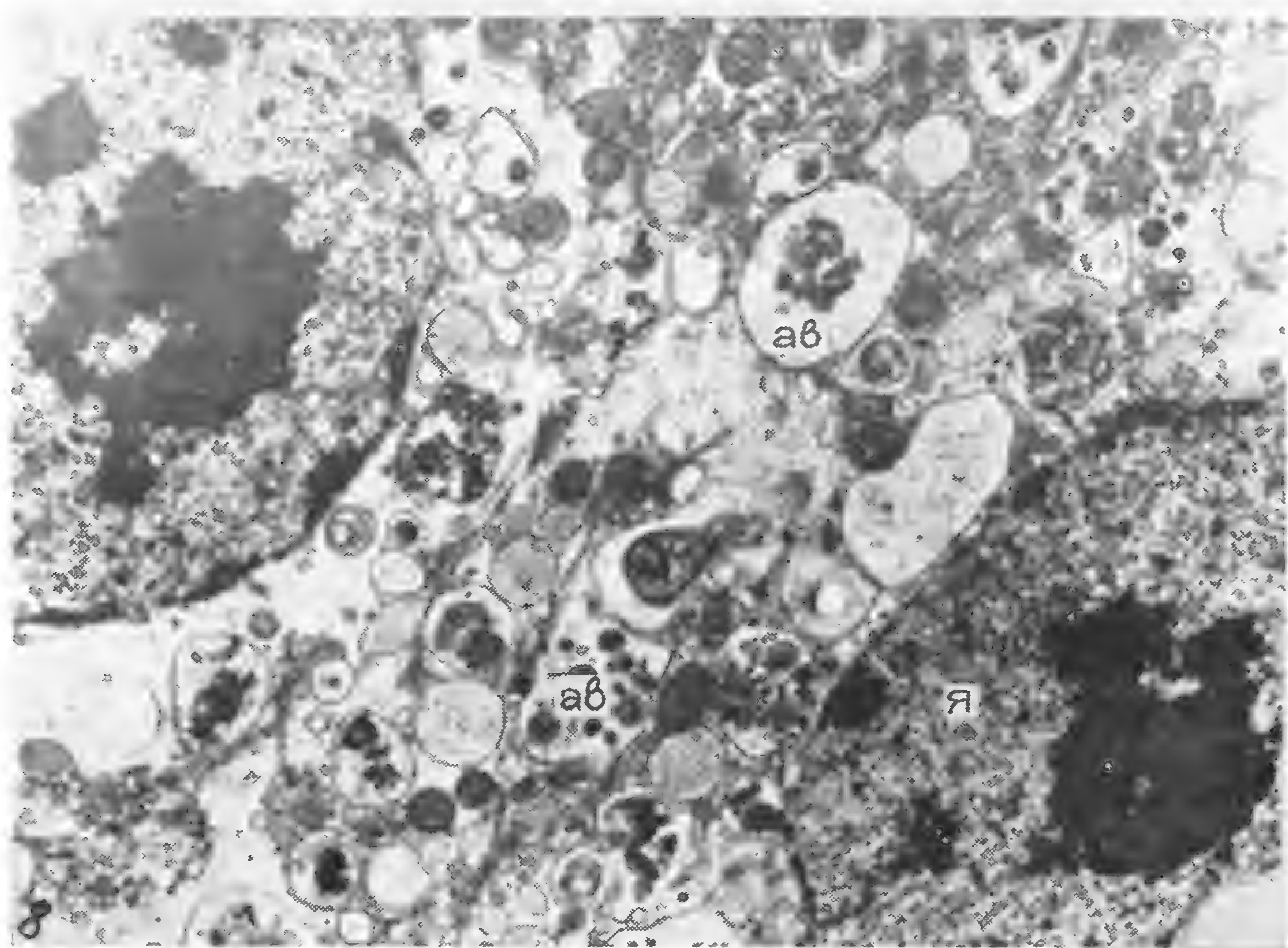


Рис. 7. *Oxyposthia praedator*. Участок пищеварительной клетки, × 15000.
Рис. 8. *Oxyposthia praedator*. Участок синцития, × 18000.

ав — автофагические вакуоли; *к* — кристаллоид; *мт* — миэлиновое тельце; *я* — ядро.

К статье Ю. В. Мамкаева, Т Г Маркосовой (стр. 7—12)

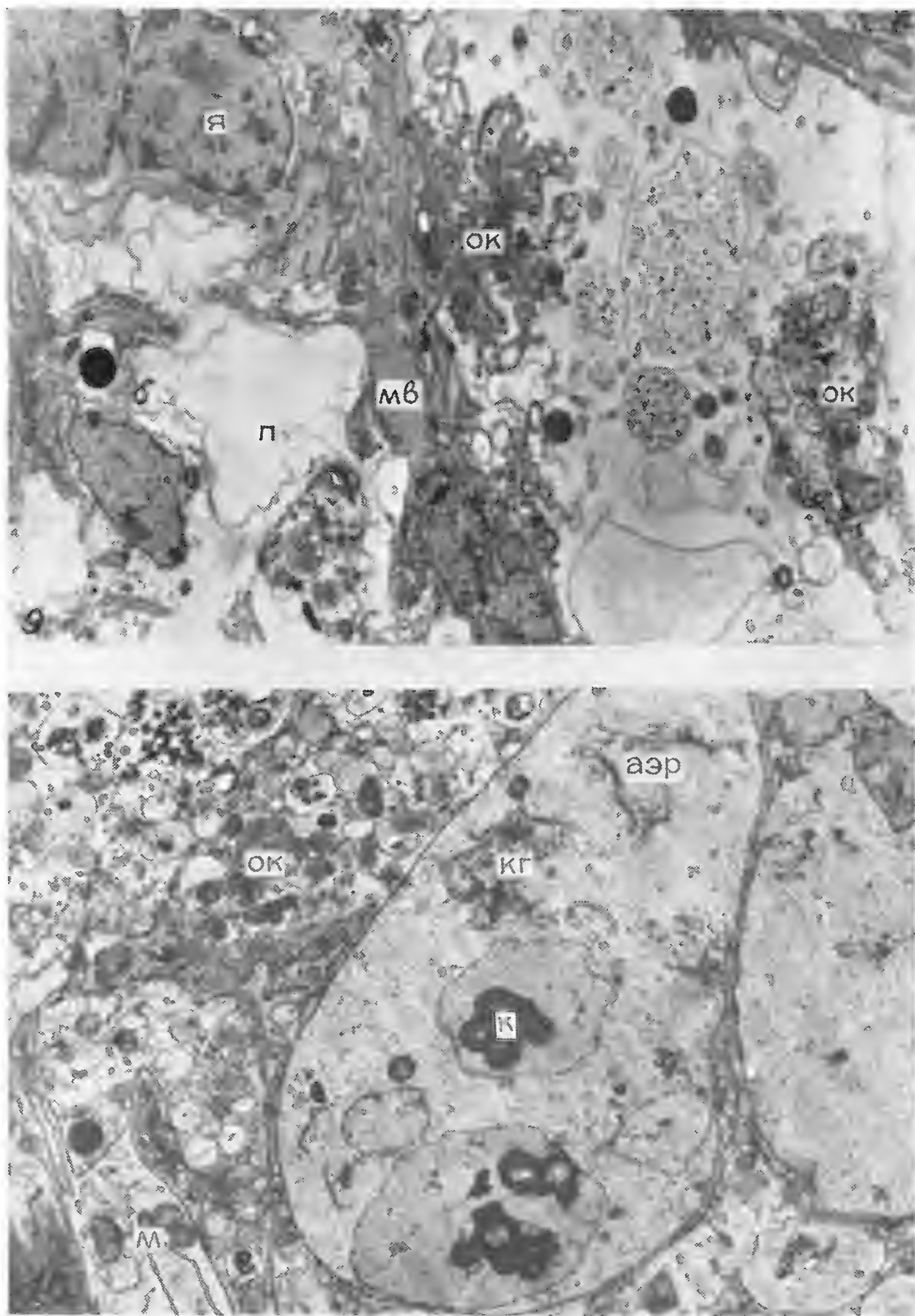
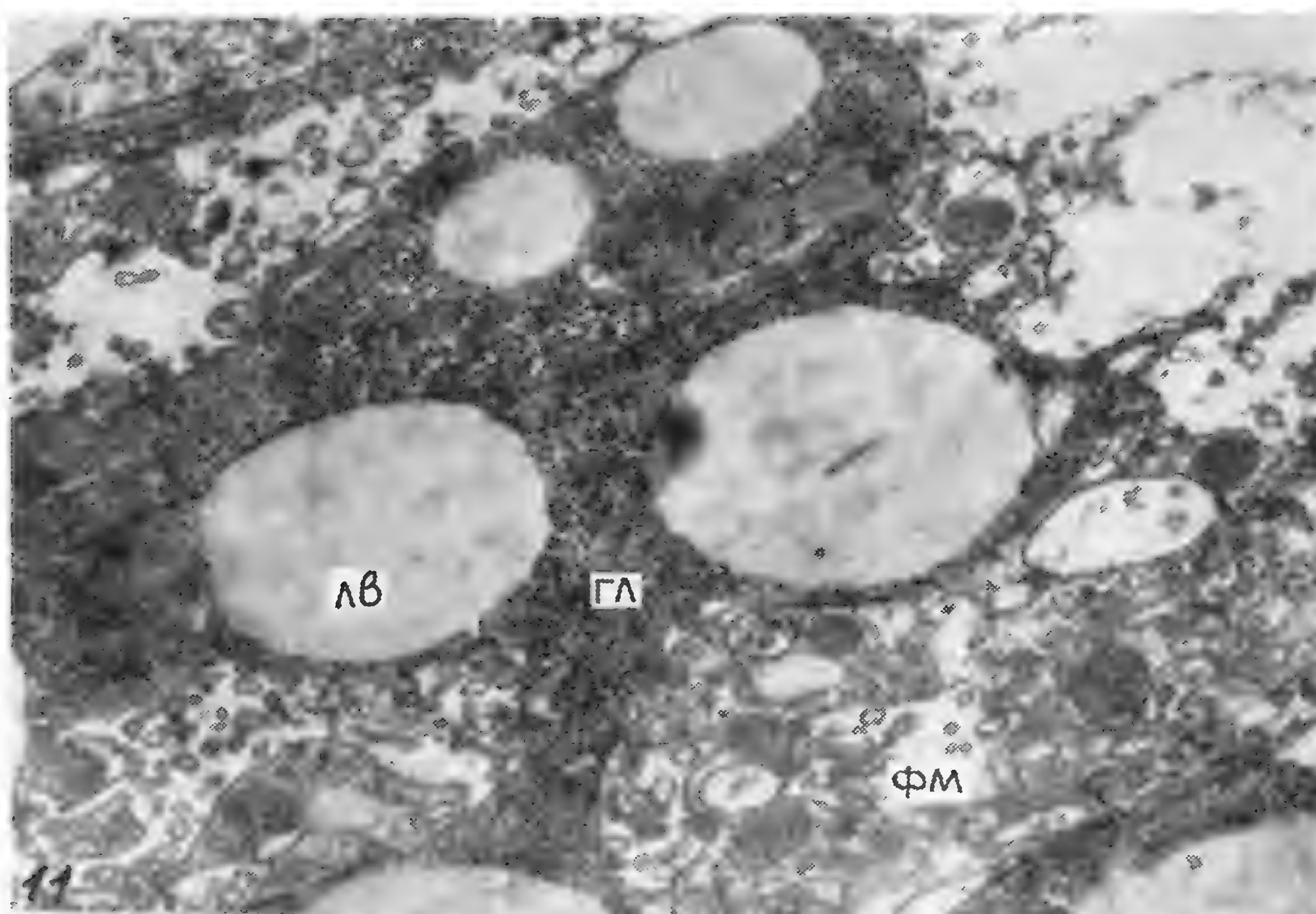


Рис. 9. *Oxyposthia praedator*. Остатки клеточного материала (*ок*) в центральной полости, × 8000. **Рис. 10.** *Oxyposthia praedator*. Остатки клеточного материала (*ок*) рядом с пищеварительными клетками, × 8000.

аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *к* — кристаллоиды; *кг* — комплекс Гольджи; *м* — митохондрии; *мв* — мышечное волокно; *п* — полость; *я* — ядро.



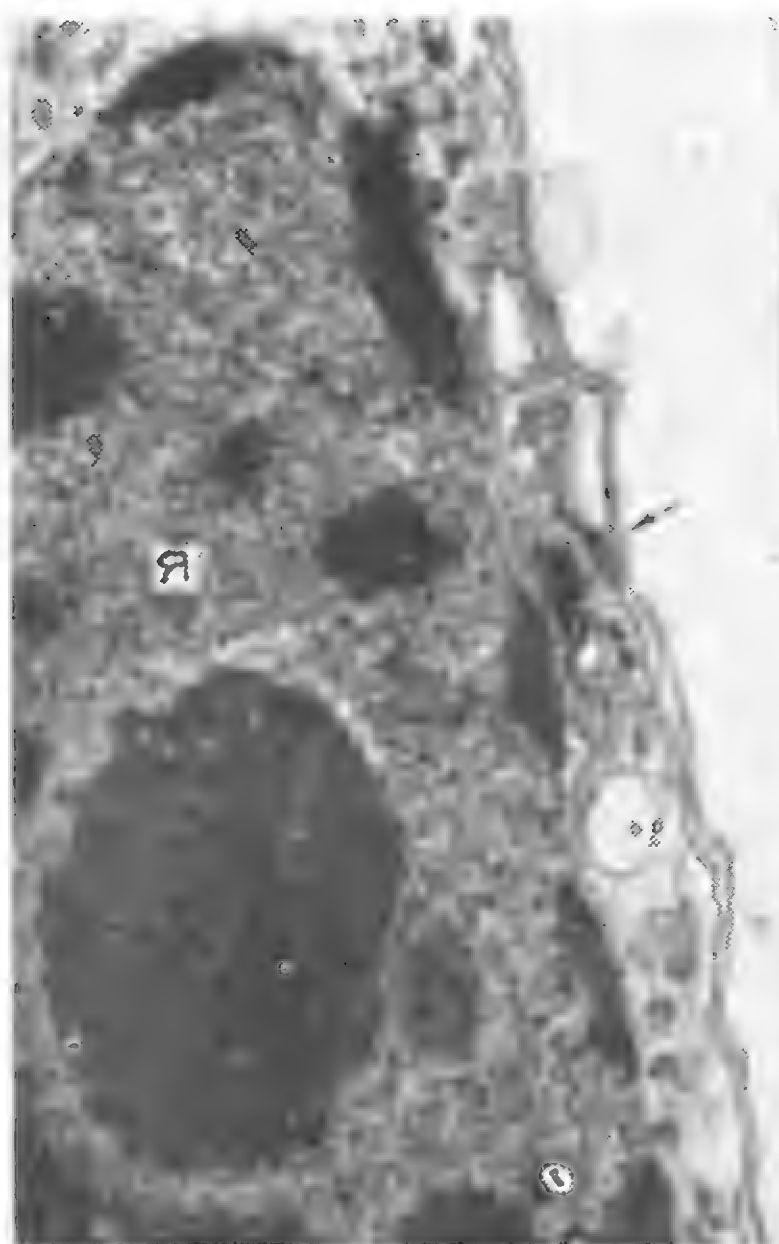




Рис. 11. *Oxyposthia praedator*. Участок клетки с запасными питательными веществами, × 28000. **Рис. 12.** *Anaperus biaculeatus*. Граница между клеткой и полостью паренхимы, × 18000. Стрелкой отмечена пара плазматических мембран. **Рис. 13.** *Oxyposthia praedator*. Локальные расширения между клетками с пальцевидными впячиваниями, × 15000.

гл — гликоген; *лв* — липидные включения; *фм* — фрагменты мембран, отделяющиеся от поверхности клетки; *я* — ядро.

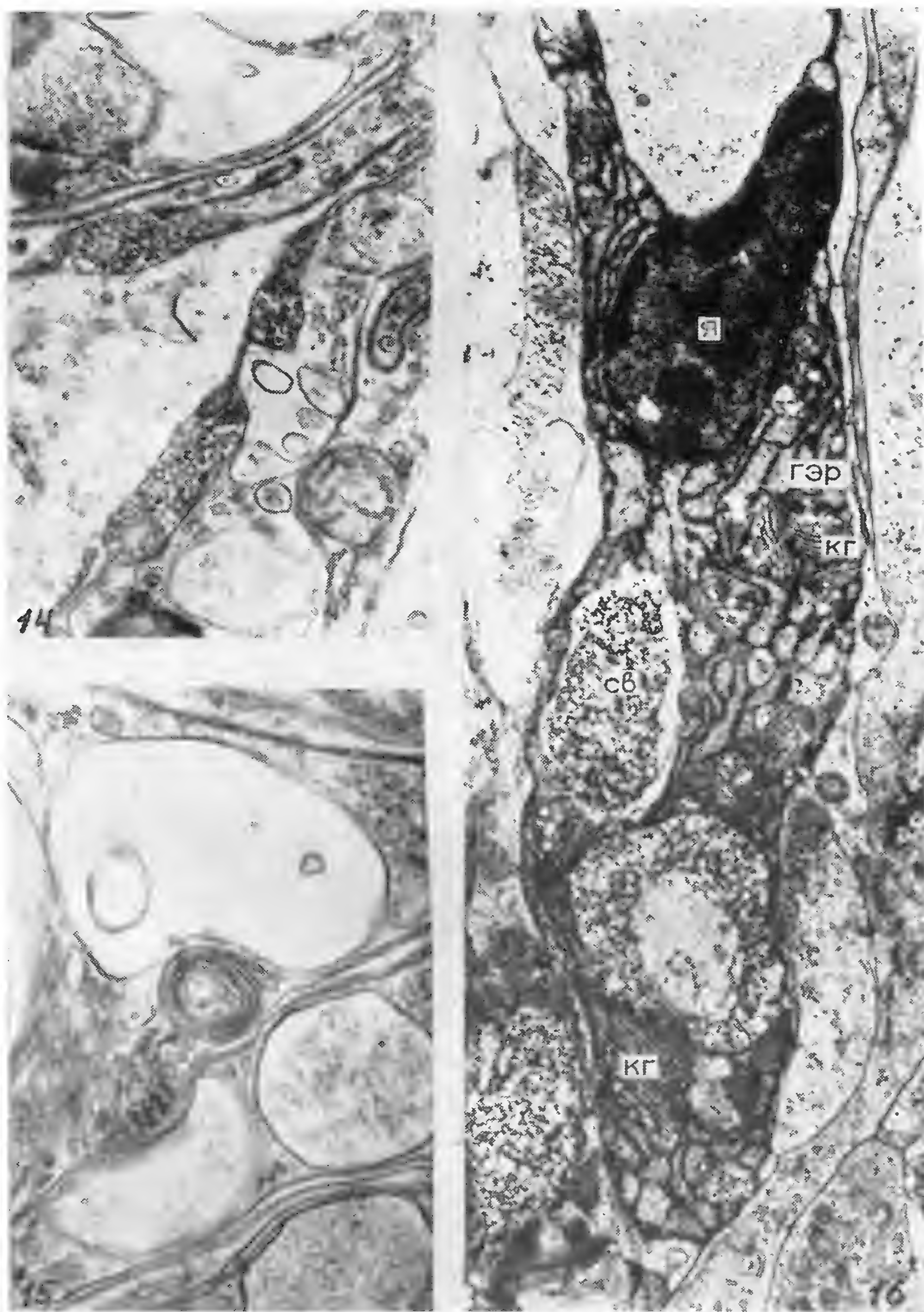
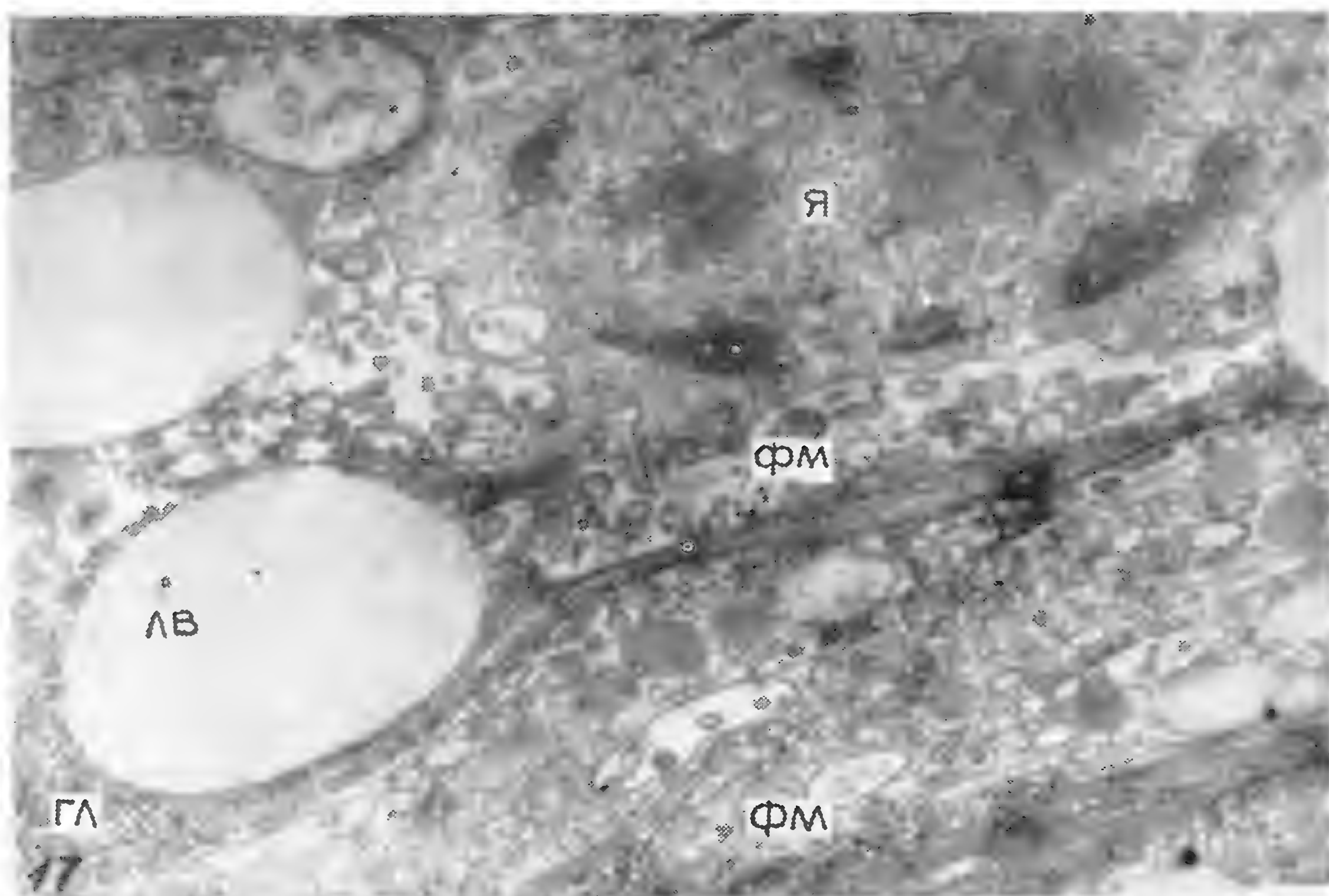


Рис. 14—15. *Oxyposthia praedator* Локальные расширения между клетками в виде пузырьков и концентрических слоев мембран, × 34000 и × 65000. **Рис. 16.** *Oxyposthia praedator*. Железистая клетка с палочковидным секретом сетчатой структуры, × 9600.

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *кг* — комплекс Гольджи; *св* — секреторное включение; *я* — ядро.



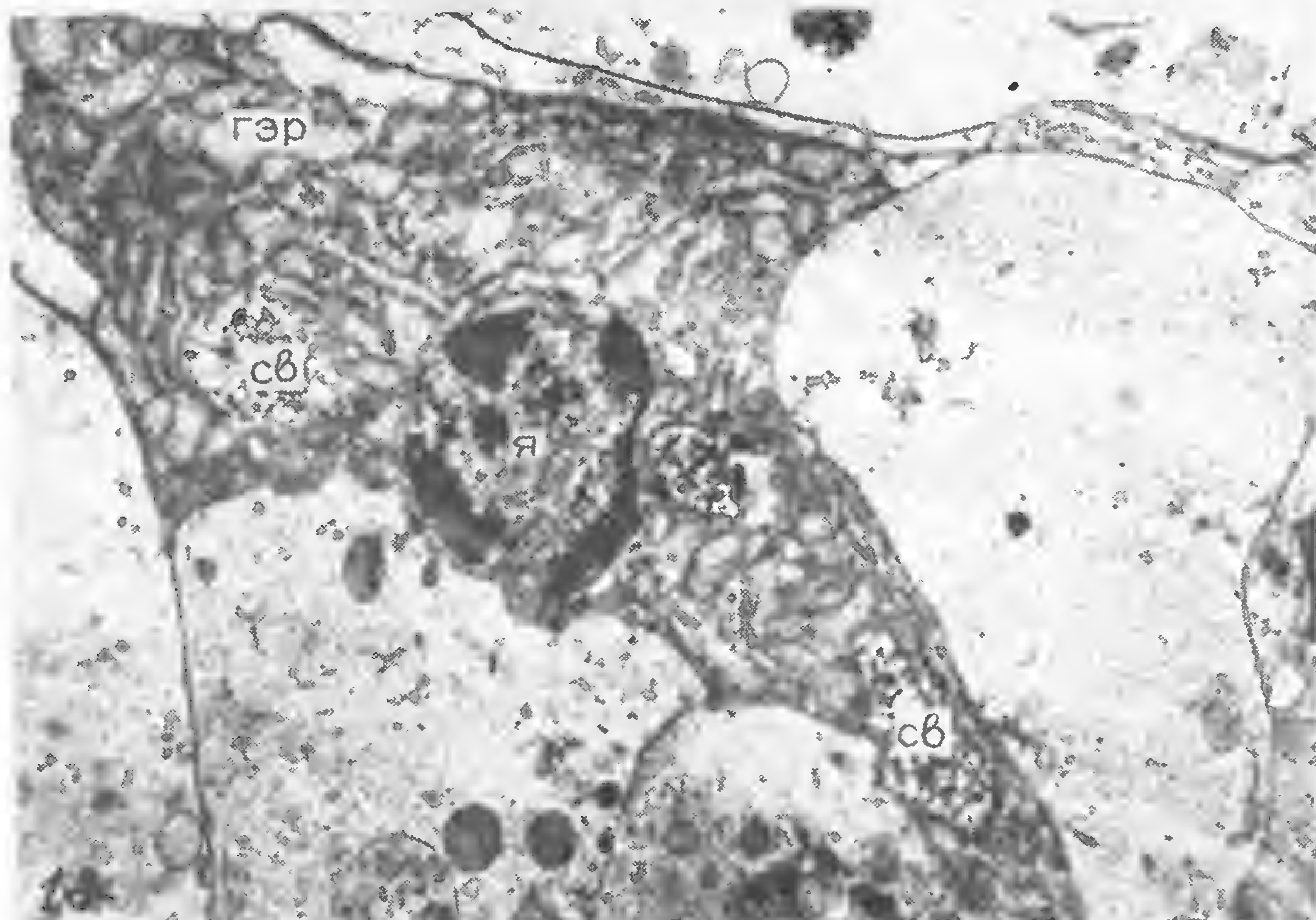
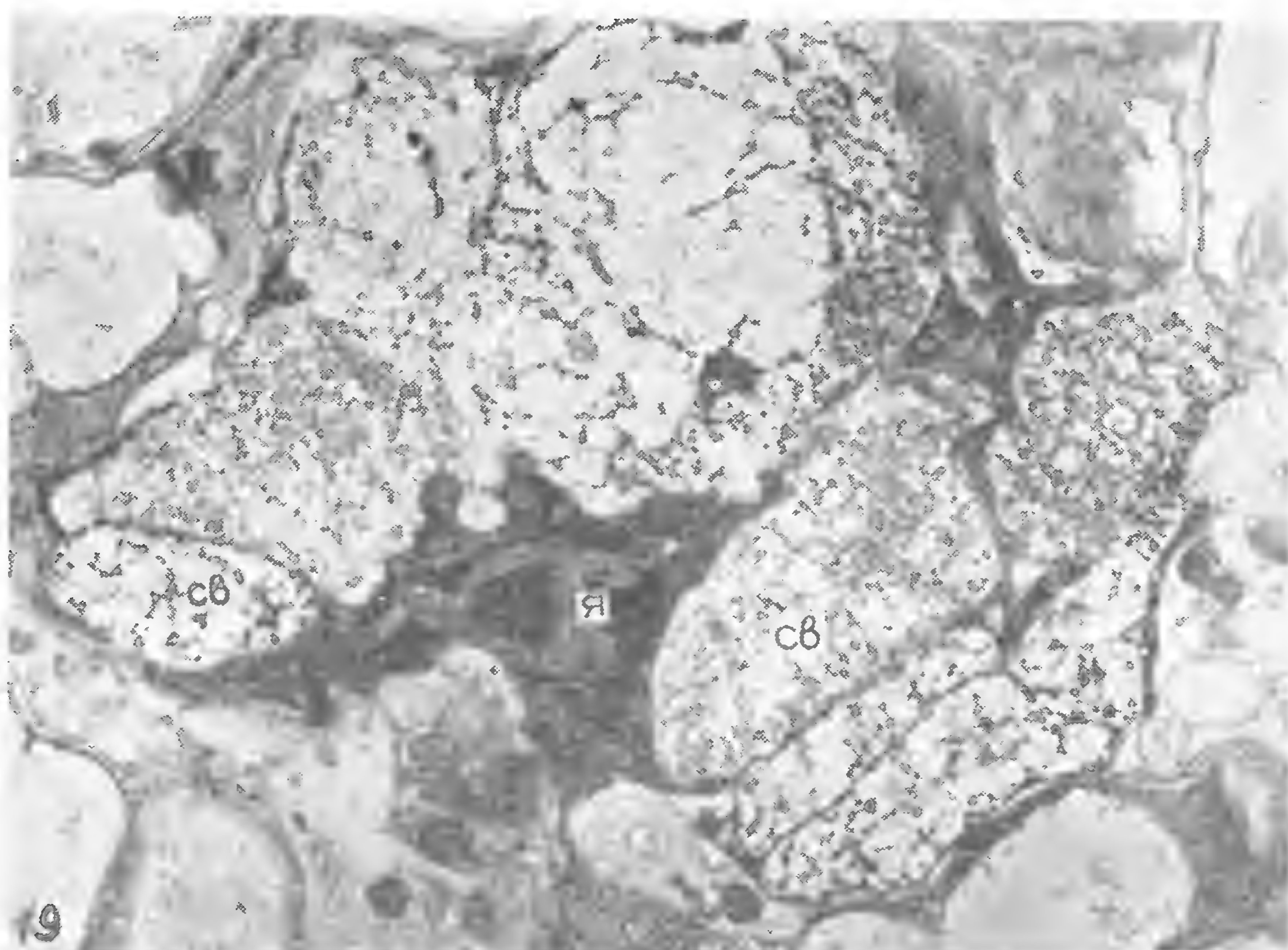


Рис. 17. *Oxyposthia praedator.* Фрагменты мембран (*фм*), отделяющиеся от обширных участков поверхности клетки, × 28000. **Рис. 18.** *Oxyposthia praedator.* Молодая железистая клетка с палочковидным секретом сетчатой структуры, × 10000.

гл — гликоген; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *лв* — липидные включения; *св* — секреторные включения; *я* — ядро.



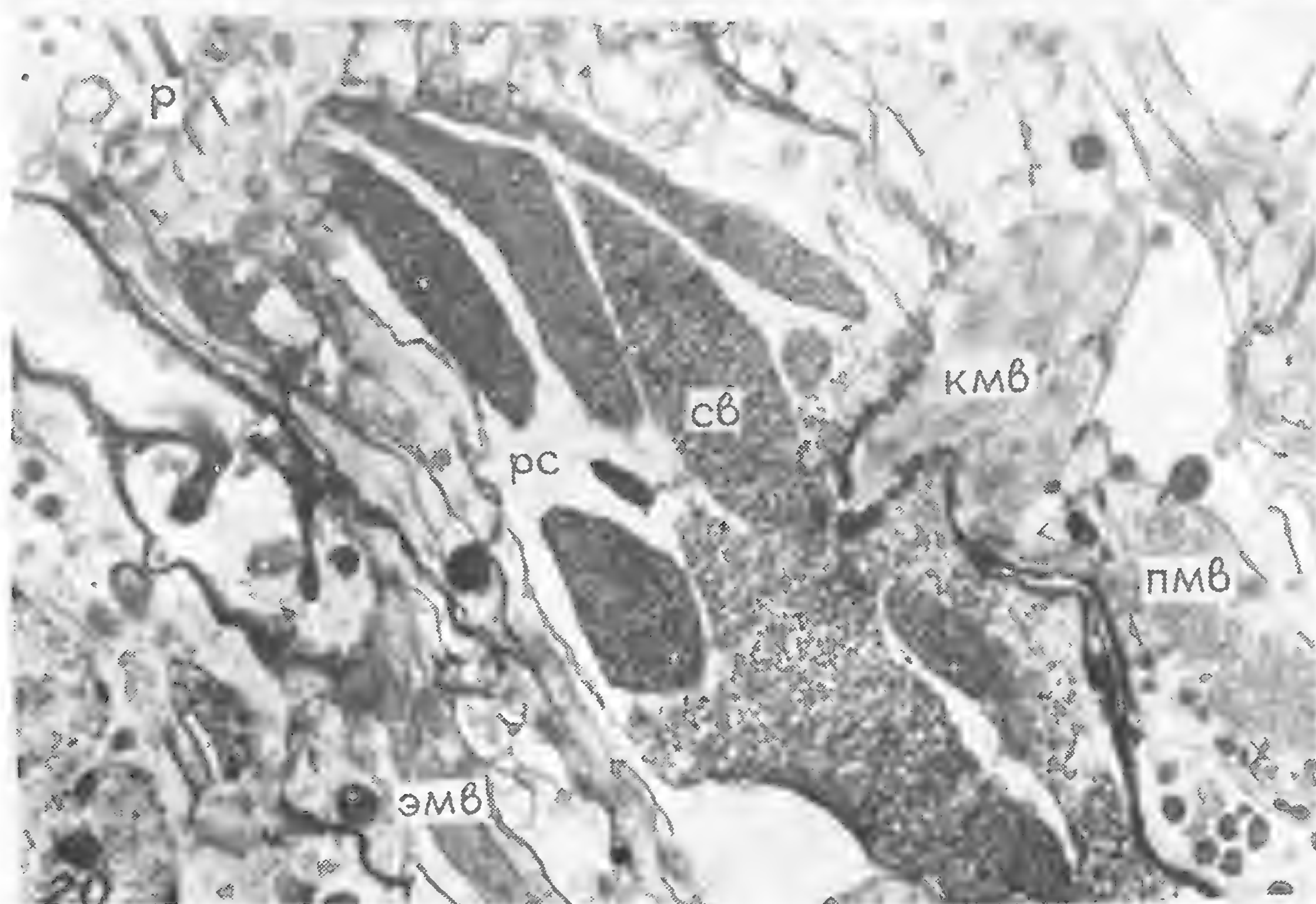


Рис. 19. *Oxyposthia praedator*. Зрелая железистая клетка с палочковидным секретом сетчатой структуры, × 9900. **Рис. 20.** *Oxyposthia praedator* Резервуары с сетчатым секретом в покровах, × 7600.

кмв — кольцевое мышечное волокно; *пмв* продольное мышечное волокно; *р* — реснички; *рс* — резервуар с секретом; *св* — секреторное включение; *эвм* — эпидермальное мышечное волокно; *я* — ядро.



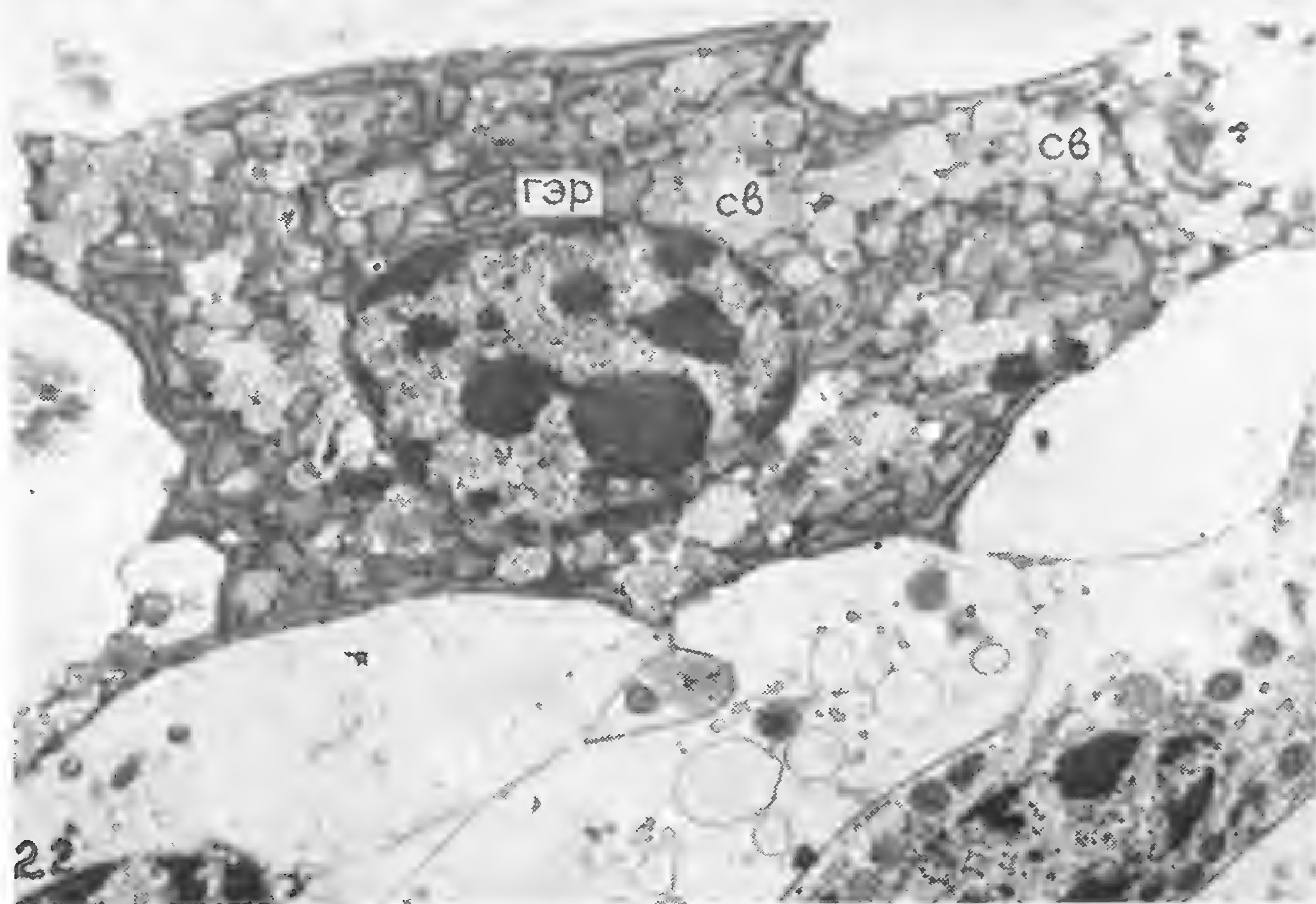
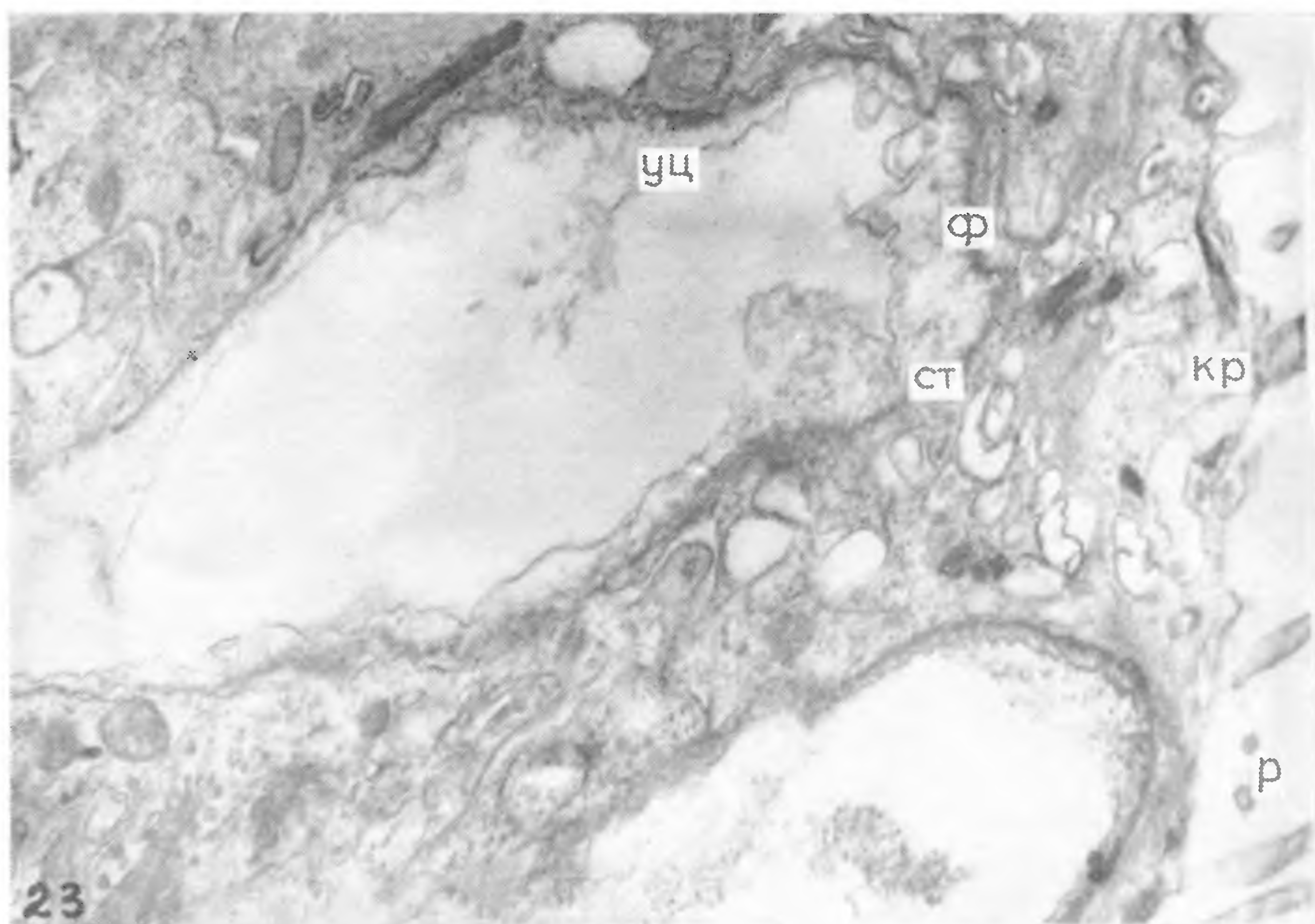


Рис. 21. *Oxyposthia praedator*. Железистая клетка с палочковидным секретом фибриллярной структуры, × 24000. **Рис. 22.** *Oxyposthia praedator* Железистая клетка с гранулярным секретом, × 53000.

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *св* — секреторные включения; *я* — ядро.



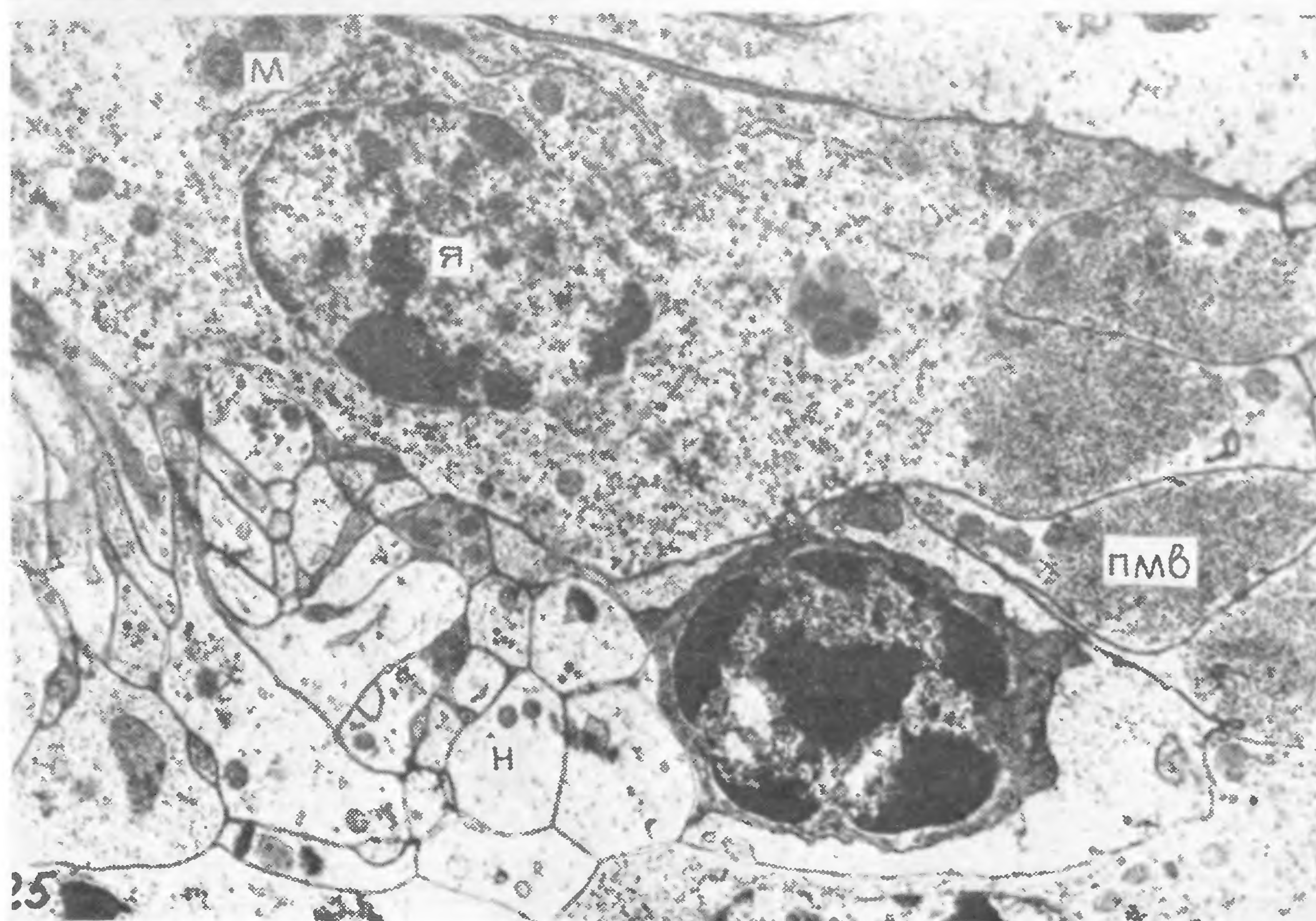


Рис. 23. *Oxyposthia praedator*. Резервуар железы, × 32000. **Рис. 25.** *Oxyposthia praedator*. Продольные мышцы и погруженный нервный ствол, × 12000.

кр — корешки ресничек; *м* — митохондрии; *н* — нервное волокно; *пмв* — продольное мышечное волокно; *р* — реснички; *ст* — стенка резервуара; *уц* — участок цитоплазмы; *ф* — фибриллы; *я* — ядро.

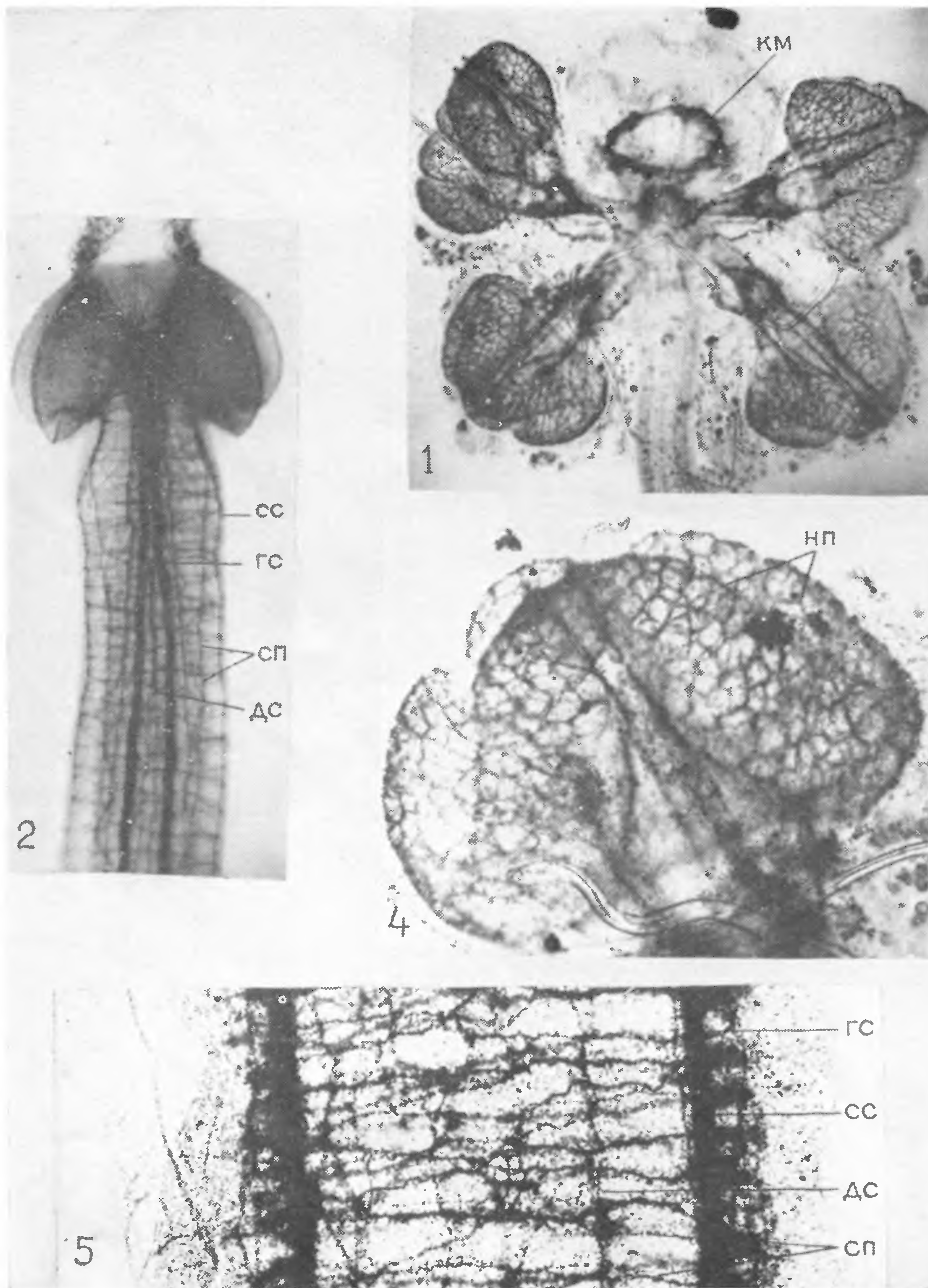


Рис. 1. Нервный аппарат сколекса *Anthobothrium cornucopia*. Реакция на холинэстеразу, × 140. **Рис. 2.** Нервный аппарат переднего конца тела *Tetrarhynchobothrium tenuicolle*. Реакция на холинэстеразу, × 50. **Рис. 4.** Нервный аппарат ботридии *Anthobotrium cornucopia*. Реакция на холинэстеразу, × 280. **Рис. 5.** Нервный аппарат плероцеркоида *Triaenophorus nodulosus*. Реакция на холинэстеразу, × 200.

гс — главный нервный ствол; *дс* — дорсальный нервный ствол; *км* — кольцевой мозг; *нп* — нервный плексус; *сп* — субмускулярный плексус; *сс* — сопровождающий нервный ствол.

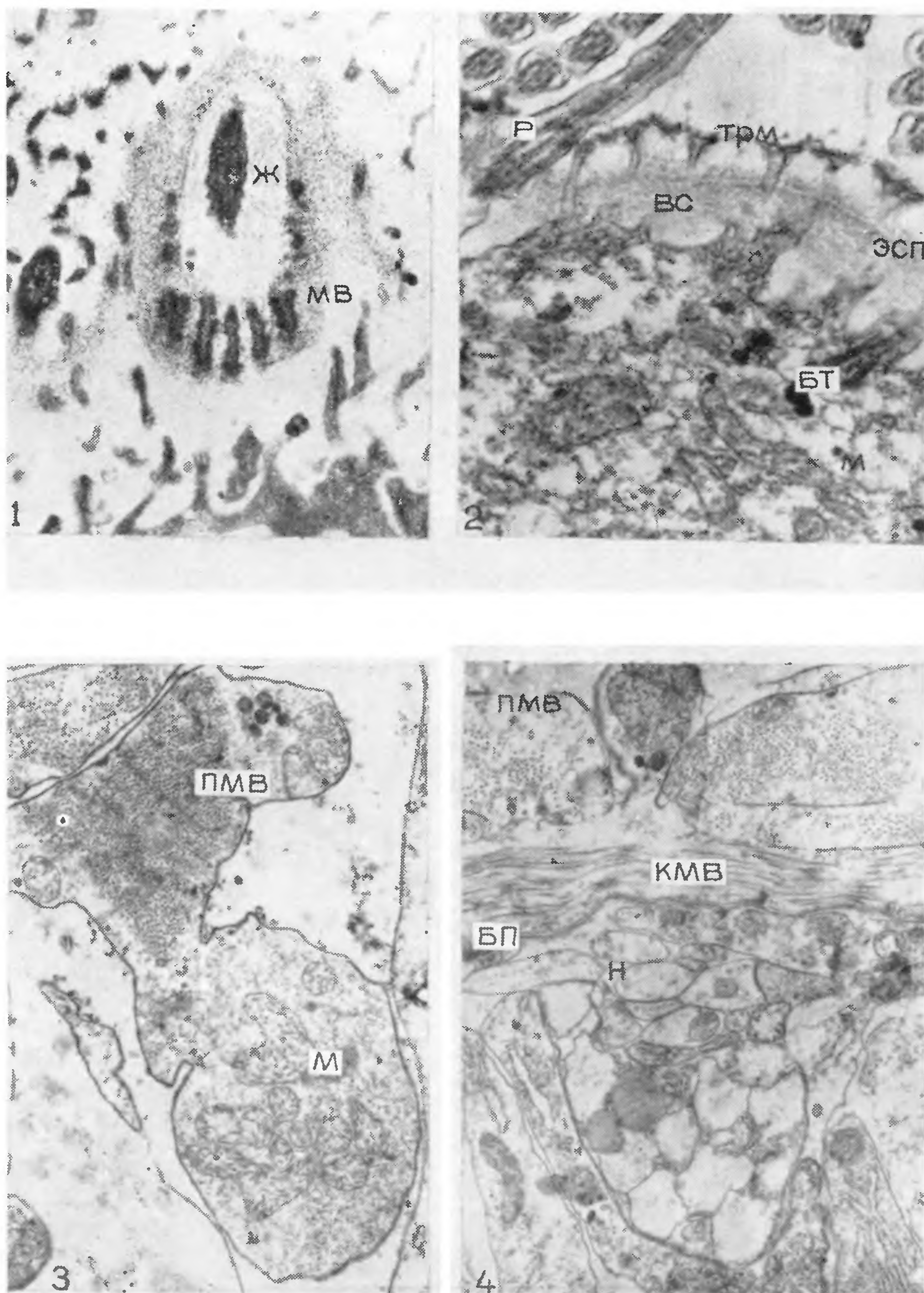


Рис. 1. *Dinophilus vorticoides.* Жгут, окруженный венчиком микровиллей, × 25600. **Рис. 2.** *Dinophilus vorticoides.* Поверхность эпидермиса, × 25500. **Рис. 3.** *Dinophilus vorticoides.* Мышечная клетка с митохондриями, × 12200. **Рис. 4.** *Dinophilus vorticoides.* Участок вентральной стенки тела, × 12500.

бп — базальная пластинка; *бт* — базальное тельце; *вс* — волокнистая субстанция; *ж* — жгут; *кмв* — кольцевое мышечное волокно; *м* — митохондрия; *мв* — микровилли; *н* — нервный ствол; *пмв* — продольное мышечное волокно; *р* — ресничка; *трм* — терминальное расширение микровилли; *эсп* — электронно-светлая прослойка.

К статье Ю. В. Мамкаева, Р. В. Селивановой (стр. 73—83)

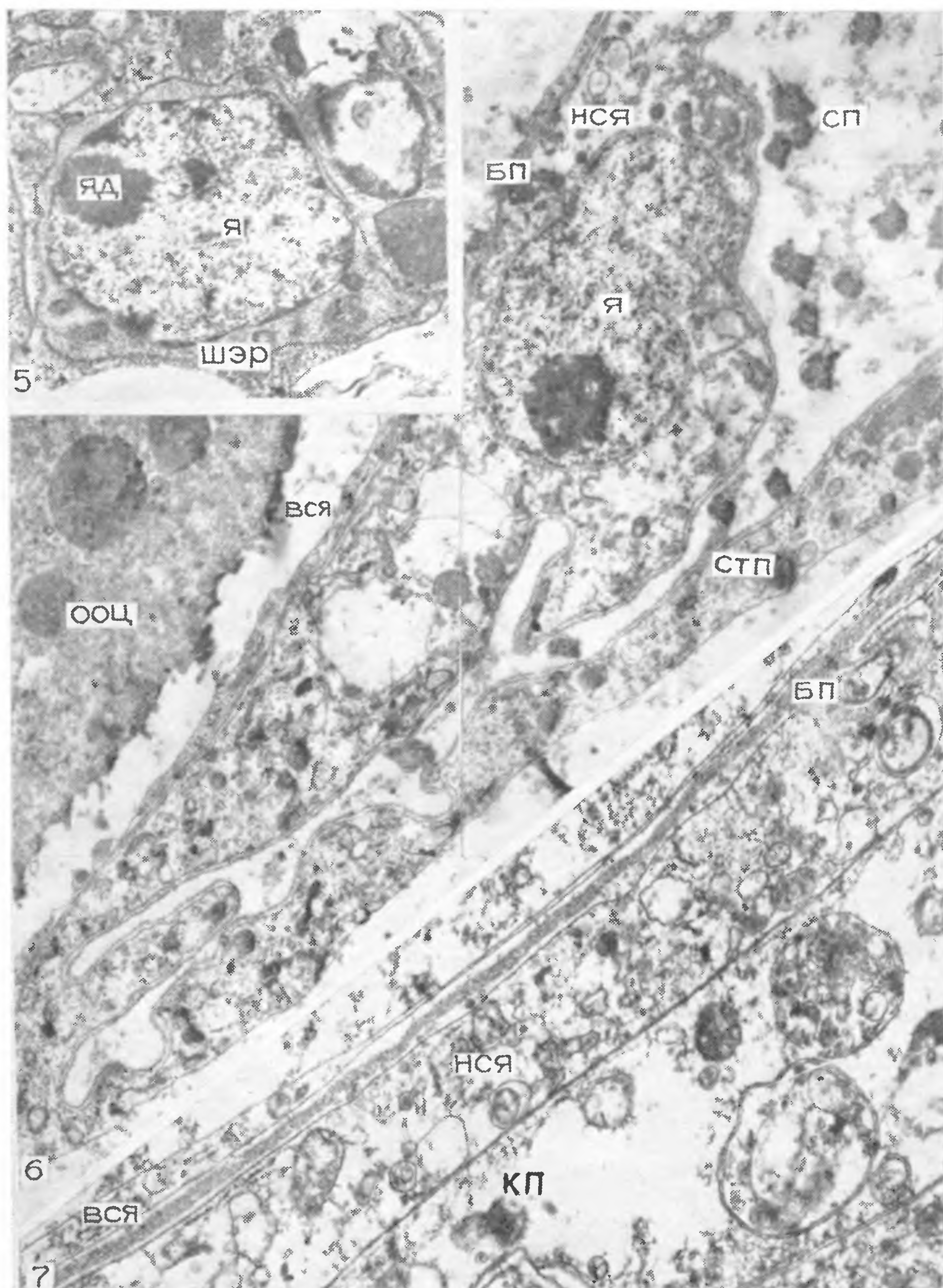


Рис. *Dinophilus vorticoides*. Эпидермальная клетка. Шероховатый эндоплазматический ретикулум вокруг ядра, × 24600. **Рис. 6.** *Dinophilus vorticoides*. Место контакта стенки яичника со стенкой половой полости, × 12200. **Рис. 7.** *Dinophilus vorticoides*. Вентролатеральная стенка яичника, × 17700.

бп — базальная пластинка; *вся* — внутренний слой стенки яичника; *кп* — клетка паренхимы; *нся* — наружный слой стенки яичника; *ооц* — ооцит; *сп* — спермии; *стп* — стенка полости; *шер* — шероховатый эндоплазматический ретикулум; *я* — ядро; *яд* — ядрышко.